

SÉRIE A N° 1870

N° D'ORDRE :

2737

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

André PACAUD

ASSISTANT A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

1^{re} THÈSE. — CONTRIBUTION A L'ÉCOLOGIE DES CLADOCÈRES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le **2 MAI 1939** 1939 devant la Commission d'examen

MM. RABAUD	Président.
PRENANT	} Examinateurs.
GRASSÉ	

PARIS

Editions du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
105, Boulevard Raspail

1939



Digitized by the Internet Archive
in 2026

SÉRIE A N° 1870

N° D'ORDRE :

2737

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

André PACAUD

ASSISTANT A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

1^{re} THÈSE. — CONTRIBUTION A L'ÉCOLOGIE DES CLADOCÈRES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le

1939 devant la Commission d'examen

MM. RABAUD	<i>Président.</i>
PRENANT	} <i>Examineurs.</i>
GRASSÉ	

PARIS

Editions du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
105, Boulevard Raspail

1939

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen honoraire M. MOLLIARD.
Doyen C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du Globe.

Professeurs honoraires.

H. LEBESGUE.	DANGEARD.	ABRAHAM.
Émile PICARD.	LESPIEAU.	Ch. FABRY
Leon BRILLOUIN.	MARCHIS.	Léon BERTRAND.
GUILLET.	VESSIOT.	WINTREBERT.
PÉCHARD.	PORTIER.	DUBOSQ.
FREUNDLER.	MOLLIARD.	BOHN.
AUGER.	LAPICQUE.	RABAUD.
BLAISE.	G. BERTRAND	

PROFESSEURS

M. CAULLERY.....	† Zoologie (Évolution des êtres organisés).	H. BEGHIN.....	† Mécanique physique et expérimentale.
Émile BOREL.....	† Calcul des probabilités et Physique mathématique.	FUCH.....	Mécanique expérimentale des fluides.
Jean PERRIN.....	† Chimie physique.	PAUTHENIER.....	Physique (P. C. B.).
E. CARTAN.....	† Géométrie supérieure.	De BROGLIE.....	† Théories physiques.
A. COTTON.....	† Recherches physiques.	CHRÉTIEN.....	Optique appliquée.
J. DRACH.....	† Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	P. JOB.....	Chimie générale.
Charles PÉREZ....	† Zoologie.	LABROUSTE.....	Physique du Globe.
M. GUICHARD.....	† Analyse et mesures chimiques.	PRENANT.....	† Anatomie et Histologie comparées.
Paul MONTEL.....	† Théorie des fonctions et Théorie des transformations.	VILLEY.....	Mécanique physique et expérimentale.
L. BLARINGHEM..	† Botanique.	COMBES.....	† Physiologie végétale.
G. JULIA.....	† Mécanique analytique et Mécanique céleste.	GARNIER.....	† Mathématiques générales.
C. MAUGUIN.....	† Minéralogie.	PÈRES.....	Mécan. théor. des fluides
A. MICHEL-LÉVY..	† Pétrographie.	HACKSPILL.....	† Chimie minérale.
H. BÉNARD.....	† Mécanique expérimentale des fluides.	LAUGIER.....	† Physiologie générale.
A. DENJOY.....	† Application de l'analyse à la Géométrie.	TOUSSAINT.....	Technique Aéronautique.
L. LUTAUD.....	† Géographie physique et géologie dynamique.	M. CURIE.....	Physique (P. C. B.).
Eugène BLOCH....	† Physique.	G. RIBAUD.....	† Hautes températures.
G. BRUHAT.....	† Physique théorique et physique céleste.	CHAZY.....	† Mécanique rationnelle.
E. DARMOIS.....	† Enseignement de Physique.	GAULT.....	Chimie (P. C. B.).
A. DEBIERNE.....	† Physique Générale et Radioactivité.	CROZE.....	Recherches physiques.
A. DUFOUR.....	† Physique. (P. C. B.).	DUPONT.....	† Théories chimiques.
L. DUNOYER.....	† Optique appliquée.	LANQUINE.....	† Géologie structurale et géologie appliquée.
A. GUILLIERMOND.	† Botanique.	VALIRON.....	Mathématiques générales.
M. JAVILLIER.....	† Chimie biologique.	BARRABÉ.....	Géologie structurale et géologie appliquée.
ROBERT-LÉVY....	† Physiologie comparée.	MILLOT.....	Biologie animale (P.C.B.)
F. PICARD.....	† Zoologie (Évolution des êtres organisés).	F. PERRIN.....	Théories physiques.
Henri VILLAT....	† Mécanique des fluides et applications.	VAVON.....	Chimie organique.
Ch. JACOB.....	† Géologie.	G. DARMOIS.....	† Calcul des Probabilités et Physique-Mathématique.
P. PASCAL.....	† Chimie générale.	CHATTON.....	† Biologie maritime.
M. FRÉCHET.....	† Calcul différentiel et Calcul intégral.	AUBEL.....	Chimie biologique.
E. ESCLANGON....	† Astronomie.	Jacques BOURCART.	Géographie physique et géologie dynamique.
M ^{me} RAMART-LUCAS	† Chimie organique.	M ^{me} JOLIOT-CURIE.	Physique générale et Radioactivité.
		PLANTEFOL.....	Biologie végétale (P.C.B.).
		CABANNES.....	Enseignement de Physique.
		GRASSÉ.....	Biologie animale (P. C. B.).
		PRÉVOST.....	Chimie (P. C. B.).
		BOULIGAND.....	Mathématiques.

Secrétaire..... A. PACAUD.
Secrétaire honoraire..... D. TOMBECK

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

CONTRIBUTION A L'ÉCOLOGIE DES CLADOCÈRES

INTRODUCTION

« Science de la distribution géographique des êtres vivants, la biogéographie a deux aspects. D'une part le systématicien pointe sur une carte, pour une espèce, l'origine des échantillons connus, et délimite l'*aire d'extension* ou de *dispersion* où ils furent exclusivement trouvés... D'autre part le biologiste, dans une partie de l'aire, définit le mieux possible les *habitats*, c'est-à-dire les milieux où vit l'espèce. Le premier point de vue est purement géographique ou *chorologique*; l'autre ressort à l'*écologie*... » (PRENANT, 1933).

Définir le mieux possible l'*habitat* de chacun des animaux étudiés en recherchant les raisons biologiques de sa localisation, telle a été effectivement la préoccupation essentielle qui a inspiré le présent travail. Cette « Contribution à l'écologie des Cladocères » se rattache donc, par ses buts comme par ses principes, à la biogéographie et plus précisément à l'aspect biologique de cette science.

L'autre aspect, cependant, l'aspect de constatation statistique, apparaîtra parfois lui aussi, étant donné que les deux points de vue, bien loin d'être exclusifs, sont au contraire très utilement sinon presque obligatoirement associés. Nulle part en effet n'apparaît peut-être avec plus d'évidence qu'en biogéographie la nécessité de ce « dénombrement général des faits » que les fondateurs de la méthode scientifique ont considéré comme la première phase de la recherche.

Les données fournies par ce dénombrement possèdent d'ailleurs une valeur propre comme moyen de prévision et même, le cas échéant, comme moyen d'interprétation (voir Et. RABAUD, 1913).

Mais le recensement statistique appliqué à des questions de répartition géographique doit être évidemment complété chaque fois que cela est possible par des études écologiques à tendance explicative, visant à élucider le déterminisme des phénomènes de localisation observés. Tâche particulièrement complexe. En effet, les conditions ou « facteurs écologiques » susceptibles d'influencer la distribution d'un organisme sont généralement multiples ; de plus, l'observation montre « qu'il n'y a pas addition, mais plutôt combinaison des divers facteurs écologiques, dont chacun peut rendre l'espèce plus ou moins réceptive vis-à-vis des autres conditions » (PRENANT, *op. cit.*, p. 184). Enfin il peut arriver, et cela se produit bien souvent en limnologie, que certains facteurs nous échappent, au moins temporairement, faute de moyens de mesurer ou même de soupçonner leur action.

On se trouve alors devant des problèmes pratiquement indéterminés, en face desquels toute recherche à tendance explicative semble, au moins momentanément, désarmée. Cependant (et c'est là un point tout à fait important pour la discussion qui a opposé parfois, bien à tort, au sein de la biogéographie, statisticiens et écologistes) on n'est pas toujours en présence de cas semblables. Très fréquemment on est amené, après une analyse minutieuse des faits, à constater que, dans des limites et des circonstances bien précisées, quelques facteurs seulement, accessibles à la mesure, et interférant suivant des lois qu'il est possible d'étudier, prennent une prépondérance absolue. Et, chose qui facilite encore très largement le travail, ces quelques facteurs prépondérants sont presque toujours les mêmes pour un type de milieu ⁽¹⁾ donné. C'est (pour ne citer que des facteurs physico-chimiques) ici l'éclairement, là l'humidité, ailleurs l'agitation mécanique, ou encore certaines conditions chimiques dont dépendent la nutrition ou la respiration des organismes qui, en interférant avec un autre facteur comme la température, exercent une influence décisive sur la répartition de tel ou tel organisme. La distribution des Cladocères présente à ce point de vue un intérêt qui n'a pas manqué d'attirer

(¹) Le mot milieu étant pris ici évidemment dans son sens le plus large, englobant à la fois les conditions physico-chimiques et le « milieu biologique » constitué par tous les autres organismes entretenant des rapports de quelque nature que ce soit avec l'organisme considéré.

l'attention des limnologistes. J'ai essayé d'apporter ici une contribution à l'étude de questions dont certains aspects ont déjà fait l'objet de très nombreuses recherches.

*
* *

Avant de terminer ces quelques pages, je voudrais m'expliquer encore au sujet d'un principe de travail qu'on verra appliqué d'une façon presque constante : il s'agit de l'association, dans les recherches écologiques, de l'expérience de laboratoire et des observations dans les stations naturelles.

Observateurs purs par formation, un assez grand nombre de limnobiologistes ont manifesté pendant longtemps une certaine méfiance vis-à-vis de l'expérimentation ; il convient de reconnaître d'ailleurs que leur attitude pouvait paraître fondée, à divers égards, sur des arguments sérieux. On conçoit bien qu'étant donnée la complexité habituelle des problèmes écologiques, il ne soit pas facile de les aborder par la méthode expérimentale : pratiquement, celle-ci ne permet guère que d'analyser l'action d'un facteur isolé ou, à la rigueur, celle de deux ou trois facteurs convenablement groupés ; certaines interactions complexes peuvent ainsi échapper à l'expérimentation.

Mais il n'en est pas moins vrai que la seule observation est impuissante à résoudre un très grand nombre de problèmes posés par des faits de répartition. Dans bien des cas, la recherche écologique, commencée dans la campagne, conduit inévitablement à des questions auxquelles seules des expériences peuvent fournir une réponse. L'association de l'observation et de l'expérience s'impose alors ; cette nécessité de méthode a été clairement aperçue par des limnologistes comme WOLTERECK et NAUMANN, dont l'œuvre fournit maint exemple de l'emploi systématique d'un tel mode de travail (voir notamment E. NAUMANN, *Ark. f. Zool.*, 1924 *b*, p. 4). Discutant cette question, VIRIEUX (1916), inclinant à une certaine réserve vis-à-vis de l'expérimentation, disait cependant dans son travail sur les Lacs du Jura Central : « On risque toujours d'arriver dans les cultures à des résultats non applicables dans la nature... Néanmoins des expériences faites avec soin et pendant un temps assez long apportent une contribution non négligeable à la

question : il suffit simplement de ne pas dépasser les bornes de la généralisation qu'on peut légitimement leur accorder. »

Aujourd'hui, c'est non seulement une « contribution non négligeable », mais une aide souvent décisive que les limnologistes demandent couramment à l'expérience de laboratoire, en s'efforçant d'utiliser les données qu'elle leur fournit avec toute la prudence nécessaire.

*
* *

Après quelques considérations générales concernant le matériel et les techniques, le travail est divisé en chapitres dont chacun est, en principe, consacré à l'étude de l'influence d'un facteur déterminé. Néanmoins, il est bien évident qu'une semblable subdivision, imposée par les nécessités de l'exposition, est beaucoup plus apparente que réelle, vu qu'on ne peut naturellement songer à étudier l'action d'un facteur sans envisager constamment les multiples interférences et les liens d'interdépendance entre ce facteur et les autres. Cela n'ira probablement pas sans quelques répétitions, bien difficiles à éviter dans un exposé de ce genre et dont je m'excuse d'avance. Elles se rapportent d'ailleurs presque toujours à certains phénomènes fondamentaux qu'il n'est pas, je crois, inutile de considérer successivement sous leurs différents aspects.

Mes recherches ont été effectuées essentiellement au laboratoire de Biologie Expérimentale de la Sorbonne. Ma profonde gratitude va tout d'abord à mon maître, M. le Professeur Etienne RABAUD, pour la bienveillance vraiment paternelle avec laquelle il encouragea et guida inlassablement mes efforts de débutant. Sur le plan matériel, non seulement il me procura toujours, le plus rapidement possible, l'appareillage coûteux qui me fut nécessaire, mais encore il eut le souci, en me faisant obtenir des bourses, puis en me prenant comme assistant, de me fournir les moyens d'entreprendre tranquillement une œuvre de longue haleine. Sur le plan intellectuel, ma dette envers lui n'est pas moins importante : il s'employa de façon constante à me faciliter la tâche, tant en me donnant lui-même les plus précieux conseils qu'en me mettant en rapport avec des spécialistes éminents, algologues, chimistes, hydrobiologistes, dont les indications me furent fort utiles au cours de recherches touchant à des questions si diverses.

Je dois aussi une reconnaissance particulière à M. R. LEGENDRE, Sous-Directeur de l'Office des Pêches Maritimes et du Laboratoire de Concarneau. A l'époque où j'entreprenais mes premières observations, M. René LEGENDRE s'attachait à faire connaître en France de récents et importants progrès réalisés dans l'emploi des méthodes physico-chimiques en océanographie ; fort averti également des questions limnologiques, il voulut bien me donner à maintes reprises de précieuses indications techniques, mettre à ma disposition, avec une rare bienveillance, des ouvrages appartenant à sa bibliothèque personnelle. Pour tout ce que lui doit ce travail, qu'il veuille bien trouver ici l'expression de ma vive gratitude.

Je tiens à remercier également MM. les Professeurs BOHN et MILLOT pour la bienveillance personnelle qu'ils m'ont témoignée en me prenant comme préparateur temporaire au P. C. B. D'autre part je ne saurais oublier les Directeurs de Stations biologiques qui m'ont offert si aimablement l'hospitalité indispensable à mes observations dans la nature : MM. les Professeurs DUBOSCQ, DESPAX et GRASSÉ, sans oublier les disparus, MM. les Professeurs HESSE, JAMMES et PARIS qui m'ont successivement accueilli et guidé à Banyuls-sur-Mer, Villefranche, Saint-Jean-de-Losne, Orédon, Besse-en-Chandesse, dans mes explorations limnologiques.

Mes remerciements vont encore à M. le Professeur ALLORGE, du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, qui a bien voulu me permettre de venir régulièrement à son laboratoire pour examiner avec son assistant, M. LEFÈVRE, le phytoplancton trouvé dans des mares à Cladocères ; d'autre part M. DUCHÉ, bactériologiste travaillant au même laboratoire, m'a fourni également des renseignements utilisés dans ce travail.

Beaucoup de personnes encore ont contribué à faciliter ma tâche. Je n'ignore pas, par exemple, combien mon travail a été rendu plus aisé par la façon active et prévenante dont Mlle M.-L. VERRIER, Directeur-adjoint du Laboratoire de Biologie expérimentale au titre des Hautes-Etudes, s'efforça toujours de nous procurer, dans les délais les plus rapides, matériel ou renseignements ; je la prie de trouver ici mes meilleurs remerciements.

Je dois adresser également un témoignage de reconnaissance à MM. Etienne HUBAULT et Jean ROY qui m'on fait connaître des stations à Cladocères, et m'ont procuré d'utiles indications bibliographiques ;

à la Commission des Pêches des Eaux et Forêts et particulièrement à son Chef M. KREITMANN qui a bien voulu m'accorder toutes facilités pour l'exploration des stations dépendant de son service ;

à mes camarades de Laboratoire, pour tout ce que j'ai pu apprendre au cours de nos conversations quotidiennes et pour la si cordiale amitié qu'ils m'ont tous et toujours également témoignée.

Enfin je n'aurais garde d'oublier les personnalités étrangères, MM. les Professeurs A. THIENEMANN de Plön, CHANCEY JUDAY de Madison, LITYNSKI de Suwalki, MINDER de Zurich, VAN OYE de Gand, BALDI de Turin, M. le Docteur MAUCHA de Budapest, M. le Docteur PASSOWICZ de Suwalki, M. KRASNODEBSKI, M. le Docteur M. F. CANELLA de Bologne, qui tous, soit au cours de conversations, soit par correspondance, soit par l'envoi de tirages à part voulurent bien me procurer les éléments de documentation les plus précieux avec un empressement pour lequel je tiens à leur exprimer ici ma plus sincère gratitude.

PREMIÈRE PARTIE

CHAPITRE I

LE MILIEU

A. — Généralités.

I. — *Caractéristiques des milieux d'eau douce.*

Habitant presque uniquement les eaux douces stagnantes ou à courant lent, les Cladocères comptent parmi les formes les plus caractéristiques du domaine exploré par une science encore jeune, mais en voie de développement rapide, la limnologie.

Considérées d'un point de vue très général, les eaux continentales ont été définies, par rapport au milieu marin, comme des solutions très diluées où les proportions relatives des divers ions sont extrêmement variables et toujours fondamentalement différentes de ce qu'on trouve dans l'eau de mer. Envisagées à leur tour par rapport à l'ensemble des eaux continentales, les eaux douces stagnantes se présentent comme pauvres en sels minéraux et généralement riches en substances organiques dissoutes ou en suspension. Ces deux caractéristiques, tout à fait fondamentales pour la biologie des Cladocères, sont d'ailleurs directement liées à l'état de stagnation. On a constaté en effet (voir L. MINDER, 1923) que, dans les eaux douces, les organismes « précipitants » sont plus nombreux que les organismes « dissolvants ». Une eau peu renouvelée tend donc à s'appauvrir en sels dissous. Ces caractères généraux étant rappelés, nous passerons immédiatement à un bref aperçu historique relatif à l'étude des conditions de vie dans les milieux limniques.

II. — *Etude de l'influence du milieu en limnologie.*

D'excellentes revues générales du développement des études limnologiques ont paru depuis quelques années sous la plume de spécialistes comme V. BREHM (1930), THIENEMANN (1925 et 1931), NAUMANN (1932). Des données fort importantes peuvent être également trouvées dans l'œuvre de BIRGE et JUDAY et, en général, dans les travaux de l'école limnologique américaine (cf. bibliogr. P. S. WELCH, 1935). En langue française, on trouve enfin d'utiles indications historiques dans la Thèse d'Et. HUBAULT (1927).

Depuis FOREL et ZSCHOKKE, les recherches limnologiques se sont multipliées de tous côtés avec un rapide progrès des techniques.

On voit, en quelques décades, la limnologie passer de la période descriptive à un stade proprement écologique, comportant la recherche des relations existant entre les organismes et leur milieu, ce qui suppose l'étude préalable et méthodique de ce dernier.

Au début de ces études, l'influence des facteurs physiques, tels que la pression osmotique et la température, retient surtout l'attention; bientôt on conçoit également la nécessité d'étudier les caractéristiques chimiques du milieu. Mais ce dernier problème présente des difficultés considérables du point de vue technique. Pendant longtemps, les limnologues n'eurent à leur disposition que des moyens d'analyse tout à fait insuffisants et les résultats obtenus furent très décevants. Un progrès considérable est accompli par l'édification du *System der Saprobien* de KOLKWITZ et MARSSON (1908 et 1909); ces auteurs cherchent comme l'on sait à caractériser les eaux, chimiquement et biologiquement à la fois, par l'étude de certains processus naturels faciles à suivre: les processus de réduction ou d'oxydation intéressant les substances organiques présentes dans les stations. On attribue ainsi à ces substances une importance écologique particulière. Il n'y a pas lieu d'insister ici sur ce système universellement connu. Disons seulement qu'il a été fort utile dans les recherches écologiques. Cependant, créé avant tout pour l'étude des eaux très polluées, il ne tient compte en somme que d'un groupe de facteurs certainement très importants, mais qui ne sont pas les seuls à influencer la répartition des organismes aquatiques. D'autre part, il procède d'une façon trop globale. Pour ces différentes raisons, il peut conduire, comme le montre E. NAUMANN (1932, p. 23), à de sérieuses erreurs d'interpré-

tation. En ce qui concerne la répartition des Cladocères, par exemple, ce système fournissait incontestablement des points de repère commodes et constituait un progrès certain par rapport aux vagues indications antérieurement utilisées. Cependant, en se tenant à ses données, on est amené à classer dans une même catégorie (β -mésosaprobe) toute une série de Cladocères, tels que *Daphnia pulex*, *Daphnia magna*, *Daphnia longispina*, *Moina rectirostris*, *Chydorus sphaericus*, etc..., dont on sait bien, par ailleurs, qu'ils ont une distribution naturelle très distincte. Le fait est peut-être encore plus frappant en ce qui concerne les formes considérées comme oligosaprobies, formes parmi lesquelles on peut ranger, à vrai dire, la grande majorité des espèces. Dans ces conditions, il est clair qu'il était indispensable de dépasser le stade représenté par ce système, en s'inspirant de méthodes plus analytiques. C'est ce qui a conduit NAUMANN à édifier son *System der Milieuspektra* (1921 b, 1932). Il s'agit *en principe* de caractériser le milieu par l'étude détaillée de tous les facteurs physiques et chimiques supposés capables d'influencer la « production biologique » dans les eaux (1). Une application de ce système est fournie par le travail de THIENEMANN (1926) sur *Holopedium gibberum* dans le Holstein. Le tableau représenté par la figure 28 donne une idée du résultat obtenu par ce dernier auteur : l'habitat de *Holopedium* s'y trouve défini en fonction des facteurs dont l'influence a paru prédominante dans le milieu étudié (2). A mon avis il y a là un exemple de ce que l'on doit tenter de réaliser pour toutes les autres espèces. *Contribuer à rassembler un certain nombre de données utilisables pour une entreprise de ce genre, tel est l'un des buts essentiels du présent travail.*

On remarquera sans doute que l'influence de la température,

(1) On sait que NAUMANN divise les « facteurs de production » en deux groupes : 1° les facteurs *primaires* dont les variations qualitatives et quantitatives sont réglées directement par l'environnement (teneur en calcium, en sels nutritifs, etc.); 2° les facteurs *secondaires* qui dépendent essentiellement des phénomènes biologiques de la station en question, ceux-ci étant eux-mêmes déterminés directement par les facteurs primaires (par exemple, teneur en oxygène et en gaz carbonique).

(2) La répartition de *Holopedium gibberum* a été étudiée de nouveau depuis le travail de THIENEMANN par DECKSBACH (1928-1931) et TAUSON (1932). Ce dernier auteur arrive à des conclusions un peu différentes; mais l'essentiel demeure, et même si le tableau considéré devait subir des retouches ou être complété, cela n'enlèverait évidemment rien au principe qui a présidé à sa constitution.

influence évidemment fondamentale, ne fait pas dans cette étude l'objet d'un chapitre spécial. C'est que, précisément à cause de sa grande importance apparue clairement depuis le début des recherches écologiques, à cause aussi de la relative facilité de sa mesure, le rôle de ce facteur a été depuis longtemps bien étudié, tout au moins en ce qui concerne son influence directe. Les documents sur ce sujet abondent dans la bibliographie ; les observations les plus anciennes contiennent des indications sur la température des eaux où l'on récolte chaque espèce. Les exigences thermiques essentielles de toutes les formes communes sont connues de façon satisfaisante. On sait que certaines espèces, par exemple *Daphnia pulex*, *Daphnia magna*, *Simocephalus vetulus*, *Chydorus sphaericus*, sont largement eurythermes, que beaucoup d'autres sont plus ou moins sténothermes d'eau chaude et disparaissent chaque année dans nos régions à la fin de l'automne. D'autres formes sont sténothermes d'eau à température moyenne (*Holopedium gibberum* d'après THIENEMANN, 1926). D'autres enfin sont sténothermes d'eau froide, tels que *Macrothrix hirsuticornis*.

Mais, d'autre part, la température exerce une action indirecte, profonde et complexe, sur tous les processus physico-chimiques et biologiques se déroulant dans le milieu. Nous aurons à maintes reprises, au cours des différents chapitres, à envisager des influences de ce genre. Il va de soi, en effet, que j'ai noté la température du milieu pour chacune de mes observations.

B. — Le Domaine exploré.

I. — Choix des types de stations étudiés.

Du lac profond à la flaque temporaire, en passant par l'étang et la tourbière, le domaine où habitent les Cladocères apparaît tout d'abord comme un ensemble singulièrement hétérogène. Les recherches qui suivent seront limitées à une partie seulement de ce domaine : à savoir *les stations de petite et moyenne étendue*. Il y sera question de la plupart des espèces communes dans les étangs, les mares et les flaques de la France métropolitaine, et aussi de celles qui habitent les zones littorales des lacs, zones envasées ou envahies par la végétation aquatique, constituant en somme des stations particulières bien délimitées et susceptibles, à certains points de vue,

d'être comparées à des flaques indépendantes de plus petite étendue.

Le choix de ce genre de stations m'a été inspiré par des considérations de divers ordres.

La plupart des recherches relatives à l'écologie d'animaux d'eau douce et en particulier d'organismes planctoniques ont été effectuées dans les lacs. « Les grands lacs, dit WAGLER (1923), exercent sur l'hydrobiologiste une attraction plus forte que les petites pièces d'eau ». Or l'ensemble de ces dernières est cependant fort digne d'intérêt.

Tout d'abord, dans les campagnes françaises, ces petites stations couvrent des provinces entières d'un réseau extrêmement serré et leur ensemble présente à coup sûr, dans l'économie générale des eaux douces du pays, une importance plus grande que celle des lacs. S'il est tout naturel donc que la Suisse, la Suède, l'Allemagne du Nord aient vu se multiplier les études sur les milieux lacustres, un grand nombre de régions de France sont particulièrement favorables aux recherches relatives aux étangs et aux mares, grâce à la multiplicité et à l'infinie diversité des stations de ce genre qu'on y rencontre.

L'une des caractéristiques les plus frappantes de la répartition des Cladocères et notamment de ceux qui vivent près des rivages ou sur la vase est, comme on l'a déjà dit, leur localisation étroite. Rechercher le déterminisme d'une telle répartition suppose donc l'étude détaillée des conditions existant dans un grand nombre de ces petites zones distinctes, que l'on a désignées sous le vocable très expressif de « niches écologiques » ⁽¹⁾. Il en résulte la nécessité d'observations détaillées et prolongées. Le choix de stations peu étendues présente des avantages évidents pour un travail de cette nature, non qu'une flaque de quelques mètres carrés soit forcément une station plus homogène qu'un étang, mais parce que l'exploration complète en est plus facile. La disparition d'une espèce ou ses migrations d'une zone à l'autre sous l'influence de tel ou tel facteur peuvent être observées de très près. Enfin la possibilité d'embrasser dans son ensemble l'évolution de la station est évidemment du plus grand secours pour l'interprétation des rapports qu'entretiennent entre elles les différentes « niches » existant au sein de la flaque étudiée.

(1) Expression employée par A. LITYNSKI dans une communication au VIII^e Congrès International de Limnologie (Paris, 1937).

Mais à côté de ces avantages, l'étude des petites stations présente à bien des points de vue des difficultés particulières. Tout d'abord, les variations des conditions du milieu y sont souvent extrêmement rapides, ce qui oblige à multiplier les observations à intervalles très rapprochés. D'autre part, au point de vue chimique, l'étude de ces flaques pose fréquemment des problèmes ardu, à cause de la présence de phosphates, de nitrites ou encore de sels de fer en quantité beaucoup plus importante que dans l'eau de la plupart des lacs ; fort heureusement, les progrès récents des procédés d'analyse permettent de surmonter un certain nombre de ces difficultés techniques et, par suite, d'aborder avec fruit, dans le domaine des petites mares, des recherches écologiques comportant une étude des conditions physico-chimiques du milieu.

II. — *Régions explorées. Situation et caractéristiques des principales stations étudiées.*

Mes recherches dans les milieux naturels ont été poursuivies en différentes régions de France. Je donnerai ci-dessous quelques brèves indications, de caractère général, sur les principaux groupes de stations étudiées, en commençant par les régions où les observations ont été les plus nombreuses et les plus suivies.

1. — C'est dans le Boischaut berrichon autour de Neuvy-Saint-Sépulchre (Indre) que j'ai le plus longuement observé des stations à Cladocères. Là s'étend, sur les terrains argilo-calcaires du Lias, une campagne humide et très boisée. L'élevage des bovidés, des chevaux et des volailles constitue la ressource essentielle de ce pays qu'on a comparé avec raison, à différents points de vue, au Bocage Normand. Pas de lacs dans cette campagne, et même presque pas d'étangs ; mais autour de chaque maison, au bord de chaque sentier, dans chaque champ et chaque prairie, partout apparaissent flaques et petites mares. Creusées parfois isolément, celles-ci sont plus souvent encore situées sur le trajet des innombrables fossés qui, servant traditionnellement de limites entre les lotissements de terrain en même temps que de voies de drainage, recouvrent tout le pays d'un réseau très serré. La plupart des mares de la région sont ainsi, selon des alternatives fréquentes et irrégulières, tantôt réunies par de minces et éphémères filets d'eau courante,

tantôt complètement isolées. Néanmoins, en toute saison, chacune d'elles conserve quant à son peuplement en Cladocères une individualité très accentuée.

Il convient de noter que ces mares, servant pour la plupart à divers usages domestiques, ont généralement été creusées de main d'homme et sont disposées de telle sorte qu'elles s'assèchent rarement de façon complète. Aussi quoiqu'elles soient très petites, ces stations ne peuvent pas être classées dans la catégorie des « eaux temporaires » et c'est là un fait important pour les questions de répartition qui nous occupent.

Autre point à noter, toutes ces eaux sont moyennement riches en sels de calcium (de 190 à 70 mgr. en CaO par litre environ) et le pH y varie d'ordinaire entre 6,8 et 8,9. Dans un petit bassin muré, j'ai trouvé cependant une teneur en sels de calcium beaucoup plus élevée, atteignant 250 milligrammes de CaO par litre.

Séjournant dans ce pays chaque été et m'y rendant très fréquemment aux autres époques de l'année, j'ai étudié en détail et de façon prolongée tout ce réseau aquatique, explorant plus de 180 mares ou flaques de quelques mètres carrés de surface et de 0,50 à 3 mètres de profondeur. Beaucoup de ces stations ont fait l'objet d'observations suivies pendant environ huit années. J'en citerai seulement ici quelques-unes auxquelles il sera fait allusion à diverses reprises au cours du travail ; ce sont : la Mare à Buret, la Mare des Entes, la Mare Verte, la Mare de la Scierie, la Mare des Violettes, la Mare du Domaine et la Fosse Augay à la Gourdonnerie. Nous reviendrons plus loin en détail sur les caractéristiques essentielles de la plupart de ces stations.

2. — Une seconde région explorée, située immédiatement en bordure de la précédente, est la partie sud-est de la Brenne, zone de terrains siliceux bien connue par ses étangs, dont la flore et la faune d'Entomostracés ont déjà attiré l'attention des naturalistes (CHEVEY, 1927 ; L. RALLET, 1935 ; PACAUD, 1935 c). J'ai étudié dans cette région une dizaine de petits étangs dont trois surtout de façon suivie : le Grand Etang du domaine des Etangs et les deux Etangs de Bellevue ; d'autre part j'ai exploré dans le même pays de nombreuses mares aux alentours des fermes et des flaques dans des pâturages. Toutes ces stations, y compris naturellement les étangs, se distinguent des mares du Boischaud par une teneur en calcaire nettement plus faible (inférieure à 70 mgr. par litre) et dans ces

eaux moins tamponnées, l'on note des variations de pH beaucoup plus amples, depuis des valeurs de 5,8-5,9 dans les flaques riches en débris végétaux pourrissants, jusqu'à 8,5-8,8 ou même davantage dans des touffes de Potamogeton, au bord des étangs, au milieu de la journée.

3. — Dans la région parisienne, j'ai exploré depuis plusieurs années différentes stations : l'Etang des Ecrevisses et l'Etang d'Ursine à Chaville (planche II) ; l'Etang de Villeneuve, à Garches ; l'Etang de Villebon et celui de Saint-Cucufa dans les bois de Meudon, enfin de nombreuses mares situées soit aux environs immédiats des stations précédentes, soit en différents points de la Banlieue (jardin de l'Ecole d'Horticulture et parc du Château à Versailles, environs de Saint-Cloud, Bois de Verrières). Enfin j'ai également pu explorer, grâce à la bienveillante autorisation de M. le Professeur BOURDELLE, la « rivière » et de nombreux petits réservoirs ou bassins de la Ménagerie du Jardin des Plantes. Sur les caractéristiques essentielles des plus intéressantes de ces stations, j'ai déjà fourni certaines indications dans une note antérieure à laquelle je renvoie (PACAUD, 1937).

4. — Au village de Greffiers, tout près de Rambouillet, j'ai étudié de façon suivie depuis trois ans diverses mares près de fermes ou en forêt : la Mare de l'Eglise, la Mare à Gogue, la Mare Ronde, la Mare au Saule, la Mare Noire, la Mare La Cave, la Sablière, le Trou aux Loups, la Bonne Mare et l'Etang d'Or. La dureté de l'eau est moyenne ou faible dans les mares du village (de 40 à 70 mgr. par litre), plus faible encore dans celles de la forêt (voir tableau VII) ; le pH , assez largement variable dans les premières (valeurs extrêmes 6,1 et 8,9 observées à la Mare La Cave) est remarquablement constant (entre 6,3 et 6,6) dans les secondes, le tamponnement devant sans doute être attribué, dans ce dernier cas, à des substances organiques dissoutes provenant de débris végétaux ⁽¹⁾.

5. — Dans les Pyrénées Centrales, j'ai pu explorer (pendant deux séjours successifs en juillet-août 1935 et 1936) de nombreuses stations, lacs, laquets et flaques, aux environs d'Orédon, entre 1.880 et 2.200 mètres d'altitude. J'ai donné ailleurs (PACAUD, 1935 b)

(1) M. LÉFÈVRE m'indique qu'il a déjà noté à diverses reprises des pH très constants dans des mares de ce genre, en forêt.

diverses indications sur un certain nombre de ces stations étudiées d'ailleurs précédemment par JAMMES, DESPAX et CHOUARD. La teneur en sels alcalino-terreux y est en général très faible et corrélativement les pH observés sont extrêmement variables depuis des valeurs bien inférieures à 5 dans les laquets tourbeux d'Estibère jusqu'à des valeurs supérieures à 8, au milieu du jour, dans certaines eaux bien ensoleillées.

A l'époque où j'explorais ces stations, les points les plus intéressants en ce qui concerne le peuplement en Cladocères étaient situés dans la vallée d'Estibère, à la Tourbière Despax et sur le plateau d'Aumar.

6. — Aux environs de Besse-en-Chandesse (Puy-de-Dôme), j'ai exploré un certain nombre de stations de faible étendue, mares ou flaques tourbeuses : le petit lac d'Estivadou, une tourbière en bordure du lac d'Anglard, des flaques presque stagnantes sur le trajet de l'émissaire du même lac, l'étang de Pisseport, la tourbière de Chambedaze, des trous d'exploitation remplis d'eau dans la tourbière de la Barthe et dans celle de Bargerès.

Presque toutes ces eaux sont très pauvres en sels alcalino-terreux, riches en débris humiques et plus ou moins acides (j'ai noté des pH allant de 6,9 à 4,6). C'est dans cette région que j'ai recueilli les observations les plus intéressantes et les plus variées concernant des stations à Cladocères de type nettement dystrophe.

7. — Au cours d'un séjour à Villefranche-sur-Mer j'ai pu explorer en décembre et janvier 1935 un certain nombre de flaques et de bassins, ces derniers situés pour la plupart dans des jardins, les plus intéressants au point de vue de la faune de Cladocères étant des bassins d'horticulteurs.

8. — Enfin, dans la vallée de la Saône, j'ai eu l'occasion d'explorer dans la région de Saint-Jean-de-Losne de nombreuses petites mares, flaques, viviers et sablières contenant une faune d'Entomostracés particulièrement riche en espèces comme en individus. Malheureusement à cette époque je n'étais pas encore outillé pour effectuer les différentes sortes de mesures que j'ai pratiquées de façon constante ultérieurement. Aussi mes observations dans cette région m'ont-elles surtout été utiles pour me familiariser avec des formes extrêmement variées et des types très divers de stations rassemblées sur un espace restreint.

CHAPITRE II

LES ANIMAUX ÉTUDIÉS

A. — Généralités sur les Cladocères.

I. — *Aperçu bibliographique relatif à la Systématique.*

On sait que les Cladocères constituent l'un des sous-ordres des Phyllopoètes.

Je ne puis qu'énumérer ici les principaux travaux de Systématique les concernant, travaux dont la série n'est d'ailleurs pas close, car des obscurités subsistent en ce qui concerne la valeur réelle de certaines variétés et les liens qui unissent entre elles de nombreuses formes.

Les indications fondamentales peuvent être trouvées dans les travaux de O. F. MÜLLER (1785 et 1792), P. E. MÜLLER (1868), G. O. SARS (1891), WESENBERG-LUND (1894), J. RICHARD (1895-1896), BURCKHARDT (1899), LILLJEBORG (1900), STINGELIN (1908), KEILHACK (1909 *b*), LITYNSKI (1913 et 1916), WOLTERECK (1908 *b*, etc.), STORCH (1925 *b*), PARENZAN (1932), RYLOV (1935), WAGLER (1937).

En dehors de ces ouvrages généraux, il existe naturellement de nombreux mémoires, articles ou notes consacrés à la Systématique d'un genre ou à la description de variétés. On peut citer par exemple les études de RÜHE (1912 *a* et *b*) sur le genre *Bosmina*, celle de RAMMNER (1933 *a*) sur la distinction entre certaines races de *Daphnia longispina* et de *Daphnia pulex*. On se reportera avec avantage en ce qui concerne les travaux de cette sorte, à l'abondante bibliographie fournie par RYLOV dans l'ouvrage déjà cité (1935).

Sans m'arrêter davantage sur les questions de Systématique, je rappellerai brièvement quelques données morphologiques et

physiologiques qu'il est indispensable d'avoir bien présentes à l'esprit pour aborder l'étude des problèmes de répartition.

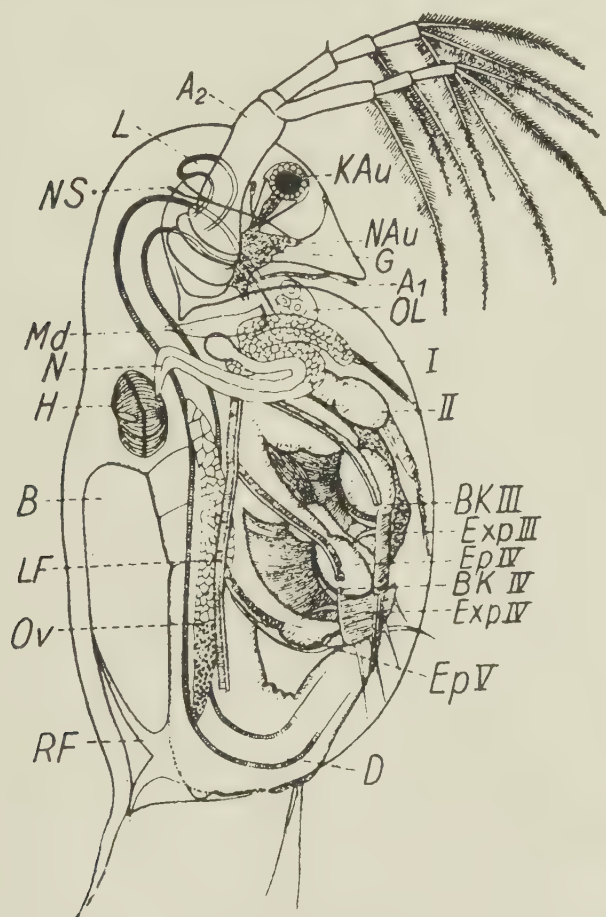


Fig. 1. — Type d'organisation d'un Cladocère : *Daphnia pulex* (de Geer).

KAu, œil composé. — NAu, ocelle ou œil nauplien. — A₁, A₂, antennes de la première et de la deuxième paires. L, cæcum hépatique. NS, Organe sensoriel de la nuque. — G, cerveau. — OL, lèvre supérieure. — Md, mandibule. — N, glande du test. — H, cœur. — B, chambre incubatrice. — LF, repli latéral. — Ov, ovaire. — RF, expansions dorsales du postabdomen. — D, intestin. — I, II, appendices thoraciques de la première et de la deuxième paires. — BK III, BK IV, peignes de soies des 3^e et 4^e appendices thoraciques. — Exp III, Exp IV, exopodites des 3^e et 4^e appendices thoraciques. — Ep IV, Ep V, épipodites des 4^e et 5^e appendices thoraciques (d'après STORCH, 1925).

II. — *Morphologie générale.*

Morphologiquement, les Cladocères peuvent être caractérisés comme suit : Entomostracés à carapace bivalve, parfois réduite à une poche dorsale et laissant toujours la tête libre ; antennes de la deuxième paire développées, biramées, servant à la locomotion ; quatre à six paires de pattes lamelleuses ; deux yeux coalescents, formant un organe impair, de structure complexe et très mobile, non loin duquel on trouve en outre, chez certaines espèces, un œil secondaire (ocelle ou œil nauplien) souvent très réduit ou presque complètement dégénéré ; corps et carapace généralement transparents ; postabdomen terminé par une griffe et portant une armature plus ou moins complexe, dont les caractères jouent un rôle important dans la détermination des espèces.

Dimorphisme sexuel accentué, le ♂ étant caractérisé en particulier par une taille plus petite et le grand développement des antennules. La carapace délimite dorsalement chez les ♀ une poche ou « chambre incubatrice » dans laquelle sont pondus et se développent les œufs. Selon que les valves latérales de la carapace sont ou non bien développées on a subdivisé les Cladocères en deux grands groupes : les Calyptomères et les Gymnomères.

III. — *Physiologie.*

Nutrition.

Le mode de nutrition des Cladocères a été pendant fort longtemps mal connu. La première bonne description relative à ce phénomène est due à WEISMANN (1877) et se rapporte au genre *Daphnia*. Cet auteur constate que les Daphnies ne peuvent saisir leur nourriture, ni la brouter ou la ronger, mais qu'elles se nourrissent uniquement en produisant, par les mouvements des pattes thoraciques, un courant d'eau dirigé vers la bouche ; les particules et microorganismes de toute nature transportés par ce courant sont filtrés et recueillis comme sur un tamis par des garnitures de soies portées par les endopodites des appendices. WEISMANN note que la formation d'un courant ainsi nettement dirigé et délimité n'est possible que si les deux valves latérales de la carapace sont bien

développées, formant de chaque côté comme les parois d'un canal (Calyptomères). Quant aux Cladocères chez lesquels la carapace est réduite à une poche dorsale (Gymnomères) ce sont, par contre, des animaux complètement ou partiellement prédateurs (*Leptodora*, *Bythotrephes*, *Polyphemus*). WOLTERECK confirme et précise ces données en 1908. Il constate notamment, grâce à des élevages expérimentaux, que les Daphnies prospèrent d'autant mieux qu'on leur donne des Algues plus petites.

La structure et le fonctionnement de l'appareil filtrant ont été étudiés en détail par NAUMANN (1921 *a*) et par O. STORCH (1922, 1924, 1925 *a*). Les travaux de ces deux auteurs ont une importance particulière. Ils précisent le mécanisme de l'aspiration et de la filtration de l'eau. Les figures 2 à 6, empruntées à STORCH, montrent clairement comment les choses se présentent chez les Daphnies. FRANKE (1925) et GRAF (1930) ont également étudié le fonctionnement de l'appareil filtrant des Cladocères, le premier chez *Chydorus sphaericus*, le second chez *Bosmina*.

Le courant nutritif provoqué par les mouvements des appendices thoraciques va d'abord ventralement d'avant en arrière, puis il pénètre obliquement vers la base de ces appendices à travers les soies filtrantes des endopodites ; il est projeté ensuite par saccades, d'arrière en avant en suivant une sorte de gouttière médiane et enfin l'eau est rejetée dans le milieu extérieur, tandis que le filtrat, poussé vers la bouche par des soies fixées sur les appendices maxillaires, entre dans le tube digestif sans être broyé de façon appréciable. De ceci il résulte que *seuls les organismes les plus fragiles* apportés par le courant d'eau peuvent être en quelque mesure déchirés ou écrasés. Les plus résistants demeurent en *apparence* intacts, comme nous le verrons en détail ultérieurement.

Selon la différenciation plus ou moins marquée de l'appareil filtrant, NAUMANN (1921 *a*) distingue trois types principaux parmi les Cladocères filtrateurs : le type *Sida*, le type *Daphnia*, et le type *Bosmina*. Le premier (*Sida*, *Diaphanosoma*, *Holopedium*) est caractérisé par la structure uniforme des appendices thoraciques au nombre de six paires. Dans le second (*Daphnia*, *Ceriodaphnia*, *Scapholeberis*), l'appareil filtrant, de structure plus compliquée, est constitué essentiellement par les endopodites des 3^e et 4^e paires, capables d'opérer une filtration très fine. Dans le troisième type enfin (*Bosmina*), ce sont les 2^e et 3^e paires qui

constituent l'une un filtre grossier (2^e paire), l'autre un filtre très fin. Ces filtres travaillent à une vitesse différente suivant les espèces et retiennent des particules plus ou moins fines. Mais, en règle générale, il n'y a pas de « choix » véritable; le dispositif filtrant d'un Cladocère déterminé retient ou laisse passer, du moins d'après NAUMANN, tout ce qui est apporté par le courant d'eau, microorganismes ou particules, uniquement selon la grosseur.

Ces différences spécifiques portant sur la rapidité de la filtration et la « grosseur de grain » des particules retenues sont assez incomplètement connues dans le détail. Nous aurons à y revenir.

Structure et fonctionnement de l'appareil filtrant chez les Daphnies.

Daphnia longispina O. F. Müller.

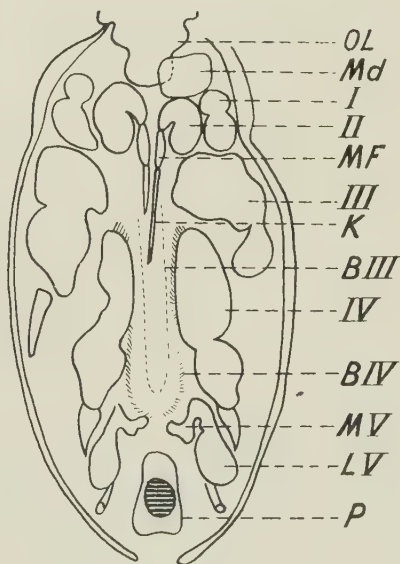
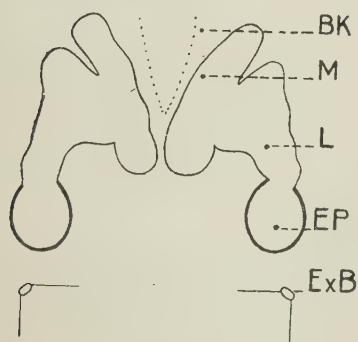
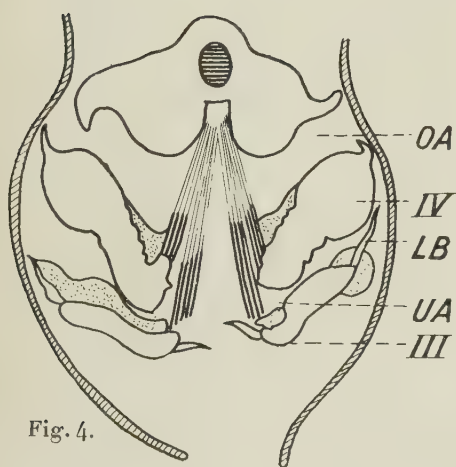
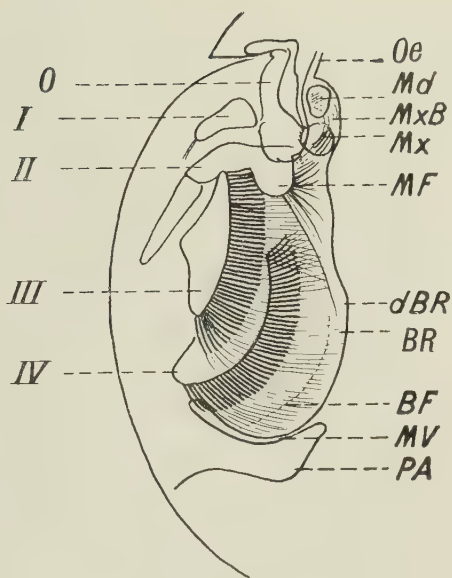
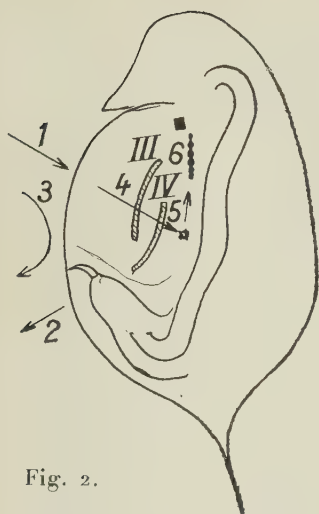
Fig. 2. — Schéma de la marche des courants d'eau provoqués par les mouvements des appendices thoraciques. — 1, courant afférent. — 2, courant efférent. — 3, courant tourbillonnaire. — 4, courant de transport entre les appendices. — 5, transport des particules nutritives vers la bouche. — 6, accumulation de ces particules dans l'espace prébuccal en arrière des mandibules (représentées par un petit carré noir). — III et IV, bordure de la 3^e et 4^e paires d'appendices thoraciques (d'après STORCH, 1924).

Fig. 3. — Coupe sagittale médiane à travers l'appareil filtrant. — O, lèvres supérieure. — Oe, œsophage. — Md, mandibule. — Mx, maxille. — MxB, soies maxillaires. — MF, apophyse maxillaire de la 2^e paire d'appendices thoraciques, avec la garniture de soies. — dBR, limite dorsale du canal ventral. — BR, canal ventral. — BF, replis basaux du 5^e appendice thoracique. — MV, partie médiane de ce même appendice. — PA, contour ventral du postabdomen. — I, II, III, IV, 1^{re}, 2^e, 3^e et 4^e paires d'appendices thoraciques (d'après STORCH, 1924).

Fig. 4. — Coupe transversale à travers les 3^e et 4^e paires d'appendices thoraciques. — OA, canal supérieur d'évacuation de l'eau filtrée. — LB, soie latérale de l'exopodite du 3^e appendice thoracique. — UA, canal inférieur d'évacuation de l'eau filtrée. — III, IV, 3^e et 4^e paires d'appendices thoraciques (d'après STORCH, 1924).

Fig. 5. — Coupe frontale à travers la 5^e paire d'appendices thoraciques. — BK, peignes de soies du 4^e appendice. — M, partie médiane immobile et L, partie latérale mobile du 5^e appendice. — ExB, soies de l'exopodite et EP, épipodite du même appendice (d'après STORCH, 1924).

Fig. 6. — Coupe frontale à travers l'appareil filtrant. — OL, lèvres supérieure. — Md, mandibule. — MF, apophyse maxillaire du 2^e appendice thoracique. — K, grande « rame » prolongeant cette apophyse. — BIII, BIV, peignes de soies des 4^e et 5^e appendices thoraciques. — MV, LV, partie médiane et partie latérale du 5^e appendice. — P, postabdomen. — I, II, III, IV, 1^{re}, 2^e, 3^e et 4^e paires d'appendices thoraciques (d'après STORCH, 1924).



Figures 2 à 6.

Respiration.

En ce qui concerne les échanges respiratoires, on admet qu'ils se produisent à travers toutes les régions peu chitinisées des téguments ; mais, du moins chez les espèces à carapace bien développée (et c'est le cas de tous les Cladocères dont il sera question dans cet ouvrage), ces échanges ont surtout lieu au niveau d'expansions latérales foliacées (épipodites) des appendices thoraciques (voir fig. 1 et 6). Ainsi le battement continu de ces appendices a non seulement pour résultat de filtrer et d'amener vers la bouche les matériaux nutritifs, mais il joue encore un rôle très important en assurant le renouvellement de l'eau au contact des épipodites branchiales. L'arrêt ou le ralentissement de ces mouvements entraîne donc simultanément des troubles graves de la nutrition et de la respiration.

D'après certaines recherches (DEJDAR et GICKLHORN, 1932) le bouclier de la nuque chez les Cladocères serait également le siège d'échanges respiratoires d'une certaine importance. D'autre part, il existerait également, au moins chez des formes comme *Leptodora*, une respiration intestinale qui, au demeurant, n'est pas indispensable, même chez ce Gymnomère (SIEDENTOP, 1930).

Reproduction.

La reproduction des Cladocères a été très étudiée, depuis WEISMANN (1875). On sait qu'elle a lieu essentiellement par voie parthénogénétique, avec apparition plus ou moins fréquente de phénomènes de reproduction sexuée, selon un déterminisme encore incomplètement élucidé. Les œufs parthénogénétiques sont pondus souvent en très grande quantité (jusqu'à 30 ou 40) dans une chambre incubatrice dorsale où ils commencent immédiatement à se développer ; les embryons sont à leur tour évacués au bout de peu de temps (deux à trois jours en général) dans le milieu extérieur au moment de la mue. Les œufs fécondés, au contraire, sont toujours peu nombreux ; la chambre incubatrice sécrète, lorsqu'ils apparaissent, une enveloppe protectrice particulière,

l'éphippium, qui se détache avec les œufs dans le milieu ⁽¹⁾. Ces œufs ne se développent qu'après une période de latence de durée très variable, allant de quelques jours à plusieurs mois, d'où leur autre nom d'*œufs durables* ⁽²⁾. La période de latence dépend des conditions extérieures et en particulier est influencée par la dessiccation et par la température. Ces œufs sont susceptibles, notamment, de passer l'hiver. Ils assurent ainsi la réapparition, au printemps de chaque année, de nombreuses espèces, qui, dans nos régions, disparaissent à la fin de l'été.

De nombreuses recherches ont été consacrées à l'étude du déterminisme du cycle de la reproduction chez les Cladocères. Elles sont surtout l'œuvre de physiologistes ou de généticiens. C'est que la solution de ce problème intéresse plus encore ces disciplines que celle de l'écologiste. D'ailleurs, les chercheurs s'attaquant à cette question se sont trouvés devant des phénomènes d'une complexité et d'une difficulté d'interprétation telles que beaucoup d'entre eux furent amenés à se spécialiser étroitement.

Un premier groupe d'auteurs, parmi lesquels nous citerons notamment, WEISMANN (1876-79), KEILHACK (1906), STROHL (1907-1908), pensent que la reproduction sexuée est conditionnée uniquement, chez les Cladocères, par des facteurs internes, les facteurs externes étant soit rigoureusement sans action, soit d'importance très secondaire ; cette opinion est encore soutenue par GREEN (1919) et par BRONSTEIN (1922). Cependant elle paraît aujourd'hui complètement abandonnée : de nombreuses recherches ont en effet permis de conclure à une action, sinon prépondérante, du moins importante, des facteurs externes.

Une telle action a d'ailleurs été invoquée depuis fort longtemps par toute une série de chercheurs (DE KERHERVE, 1895 ; ISSAKOWITSCH, 1905 ; LANGHANS, 1909 ; AGAR, 1914 ; PAPANICOLAU, 1910 ; SCHARFENBERG, 1910-1914 ; GROSVENOR and SMITH, 1914 ; BANTA, 1914 ; G. SMITH, 1915 ; DE LA VAULX, 1921 ; TREILLARD, 1924-25 ;

(1) Chez quelques espèces, *Leptodora*, *Bythotrephes*, *Polyphemus*, les œufs durables sont rejetés directement dans l'eau, recouverts d'une enveloppe épaisse sécrétée par l'œuf lui-même et revêtus en outre d'une couche de gélatine sécrétée par la partie inférieure de l'oviducte.

(2) Notons que, pour certains auteurs, les œufs durables ne sont pas forcément des œufs fécondés. SCHARFENBERG (1914), DEHORNE (1924) ont vu se développer des œufs durables en l'absence de σ . Je reviendrai sur ce point un peu plus loin à propos d'observations personnelles.

BANTA and BROWN, 1924-25-28-29 *a* et *b*-30-31-32 *c* et *d*-35; TAU-SON, 1931). Certains de ces auteurs nient même toute influence des facteurs internes, mais la grande majorité d'entre eux ont une position intermédiaire, admettant une influence plus ou moins marquée des facteurs externes sur le jeu des facteurs internes. C'est à une opinion de ce genre que se rallient également VANDEL (1931) et GRAVIER (1931).

Durant ces dernières années, les recherches pour déterminer le rôle exact et la nature des influences extérieures ont pris un caractère tout à fait spécialisé avec les multiples travaux dus à BANTA (A. M.) et BROWN (L. A.), déjà cités, ainsi qu'à STUART (C. A.), COOPER (H. J.) et leurs collaborateurs. L'influence du milieu étant admise, il s'agit de déterminer avec certitude quels sont les facteurs agissants. L'un des moyens les plus sûrs de provoquer, à peu près à volonté, l'apparition de ♂ dans une population de *Daphnies* ou de *Moina* est de laisser s'accumuler ces animaux dans un petit volume d'eau (Crowding). Il y a là évidemment une modification du cycle par une action extérieure. Mais l'interprétation n'est pas facile; à vrai dire on n'en a pas encore trouvé une qui soit entièrement satisfaisante, quoique les expérimentateurs aient tenté d'aborder ce problème par les voies les plus différentes. On a pensé à une influence de la nourriture (envisagée en quantité et en qualité); cette influence, très anciennement invoquée, a été niée, puis à nouveau invoquée à diverses reprises. On a émis également l'hypothèse d'une influence de l'accumulation de produits d'excrétion, de la présence de Bactéries, du pH, du gaz carbonique dissous. Enfin, d'autres expériences ont, par ailleurs, depuis longtemps conduit à envisager une action du facteur température, action qui après avoir été, elle aussi, contestée, fut prise en considération de nouveau, récemment, sous une forme qui tient mieux compte de la complexité des phénomènes observés (BANTA and BROWN, 1932). Lorsqu'on a enfin essayé de coordonner les résultats de ces nombreuses expériences, l'entreprise s'est révélée particulièrement laborieuse; on a admis (STUART, COOPER and COADY, 1933) non seulement que chacun des facteurs ci-dessus énumérés peut intervenir dans certaines conditions, mais encore que d'autres influences extérieures peuvent sans doute leur être associées. KAJ BERG (1934 et 1936) essayant de faire le point après une revue générale des résultats de ses devanciers, conclut que l'apparition

de la sexualité est liée à un état de « dépression ». Les conditions extérieures défavorables agiraient donc indirectement sur la reproduction des Cladocères en provoquant précisément un état de ce genre, qui s'accompagne, d'après cet auteur, d'un certain nombre de signes physiologiques et morphologiques de dégénérescence ou d'affaiblissement.

Enfin, dans des articles plus récents BANTA et BROWN (1935) puis



Fig. 7. — *Daphnia pulex* (de Geer). — ♀ chez laquelle apparaît une ébauche d'éphippie en l'absence de ♂ et sans ponte d'œuf durable. Cette Daphnie était élevée en milieu synthétique (milieu *a* ; voir p. 60) $\times 28$.

BANTA (1937) insistent de nouveau sur le rôle du confinement, des produits d'excrétion et de l'appauvrissement du milieu en substances nutritives. Selon le dernier de ces auteurs, le pourcentage de ♂ est en relation avec l'accumulation des produits d'excrétion, tandis que la production d'œufs durables serait liée à la raréfaction de la nourriture.

Il est bien évident que le fond du problème du cycle de la reproduction n'est pas complètement éclairé par l'ensemble de ces conclusions.

Notons enfin, avant de terminer ce rappel sommaire, que les conditions de développement des œufs parthénogénétiques ont fait

l'objet d'intéressantes recherches ayant notamment pour but de préciser le rôle nutritif attribué par différents auteurs au plancher de la chambre incubatrice (Pour la discussion de cette question, voir notamment GRAVIER, 1931). Des expériences ont été entreprises avec succès pour obtenir le développement des embryons parthénogénétiques hors de la chambre dorsale dans un liquide artificiellement constitué (RAMULT, 1925 ; REY, 1935).

Observations personnelles.

Avant de terminer ces quelques mots sur la reproduction des Cladocères, je rapporterai quelques observations personnelles concernant le problème des relations entre l'apparition des éphippies et celle des mâles. J'ai eu l'occasion d'observer l'apparition d'éphippies en l'absence de mâles chez *Simocephalus vetulus* et chez *Daphnia pulex*. Mais, moins heureux que les auteurs cités précédemment (voir note 2, p. 23), je n'ai pu constater le développement des œufs éphippiaux non fécondés. J'indiquerai à ce sujet avec quelques détails une observation se rapportant à *Daphnia pulex*.

Une jeune *Daphnia pulex* ♀ (provenant d'une ponte uniquement constituée par des ♀) est isolée à l'âge de 4 jours. Le 12^e jour (11 juin) elle forme une éphippie d'aspect tout à fait normal. Cette dernière tombe dans le milieu et les œufs qu'elle contient dégèrent rapidement. Le 14 juin, la *Daphnie* donne une ponte d'œufs parthénogénétiques. Ces œufs avortent dans la chambre incubatrice. Au même moment la paroi de cette dernière montre un début d'épaississement comme si une éphippie commençait à se former, mais la mue se produit avant que le processus ne s'achève. Le 20 juin, nouvelle mue et ponte de 3 œufs parthénogénétiques. Le 22 juin au soir, évacuation normale de 3 jeunes ♀ et nouvelle ponte de 4 œufs parthénogénétiques. Le 26 juin, 4 jeunes ♀ sont évacuées et on note une nouvelle ponte de 5 œufs dans la chambre incubatrice. Le 29 juin évacuation de 5 jeunes ♀ et ponte de 4 œufs parthénogénétiques. Dans les jours suivants ces œufs avortent et on voit se constituer une nouvelle ébauche d'éphippie (voir fig. 7). Ce processus ne s'achève pas et il n'apparaît pas d'œufs de durée à l'intérieur des loges dont la formation était amorcée. La mue se produit sans

ponte et l'on voit à nouveau une chambre incubatrice normale, vide. La *Daphnie* meurt le 7 juillet, âgée de 38 jours. Tous les jeunes évacués (qui étaient uniquement des ♀) ont été isolés au fur et à mesure et se sont développés normalement. Il est donc certain que la formation d'éphippie est indépendante non seulement de la fécondation mais même de la ponte d'œufs durables dans la chambre dorsale. Toutefois en l'absence de cette ponte j'ai observé seulement l'amorce de la formation d'une éphippie et, d'autre part, comme je l'ai dit ci-dessus, je n'ai jamais vu se développer complètement des œufs de durée non fécondés.

IV. — *Comportement.*

Le comportement des Cladocères, depuis celui des nageurs relativement vigoureux habitant l'eau libre (*Daphnies pélagiques*) jusqu'à celui des nombreuses formes qui demeurent presque constamment fixées aux plantes, aux brindilles, ou posées sur le fond (*Simocephalus*, *Sida*, *Chydorus*, *Eurycercus*, etc.) est extrêmement varié. Les organes de locomotion sont essentiellement les antennes biramées ; chez différentes espèces, telles que *Alona quadrangularis*, *Camptocercus rectirostris*, le postabdomen joue également un rôle important dans la propulsion. Beaucoup des Cladocères que nous envisagerons ici ne sont pas de bons nageurs, et ce fait est à retenir quand on examine les raisons de leur localisation permanente en des zones d'étendue restreinte.

Comme divers autres organismes planctoniques, les Cladocères ont servi de matériel d'expérience pour l'étude des tropismes. Il est bien connu que leurs déplacements sont fortement influencés par la lumière, mais leurs réactions à ce point de vue varient de façon complexe sous l'influence de leur état physiologique et des conditions du milieu (voir ROSE, 1929 et NAUMANN, 1924 c et 1934 a). D'après NAUMANN, les variations de la teneur en gaz dissous seraient également susceptibles de déterminer les migrations des Cladocères et il en serait encore de même des variations de la quantité de seston (détritus et microorganismes en suspension). Cependant, on n'a jamais pu mettre en évidence, chez ces animaux, de phénomènes incontestables de chimiotactisme vis-à-vis de sels dissous.

V. — *Dissémination.*

Toutes les espèces que nous aurons à envisager ont une aire de répartition géographique extrêmement vaste, à l'intérieur de laquelle elles sont constamment redistribuées par différentes voies. L'une des caractéristiques les plus connues des Cladocères est en effet l'extrême facilité de leur dissémination : les oiseaux, les bestiaux, le ruissellement transportent sans cesse d'une mare à l'autre des œufs durables ou même des Cladocères vivants. De nombreux auteurs ont observé cet échange perpétuel qui semblerait devoir entraîner, selon la remarque de STORCH (1925 *b*), la plus grande uniformité dans la répartition des Cladocères dans les stations d'une même région. De sorte que, ce qu'il faut expliquer, d'une façon générale, comme cela a d'ailleurs été dit par divers auteurs, *ce n'est pas la présence, c'est l'absence d'une forme commune dans une mare déterminée*. Les raisons de cette absence doivent être évidemment cherchées dans les *conditions locales* du milieu, soit que celles-ci se montrent défavorables à l'éclosion des œufs, soit qu'elles ne permettent pas la survie des individus adultes introduits. C'est uniquement à ce point de vue de l'influence des conditions locales que nous nous placerons dans la suite de ce travail.

B. — Indications particulières concernant les espèces récoltées.

Les espèces suivantes ont été récoltées et seront citées à diverses reprises :

Holopedium gibberum Zaddach.

Sida crystallina (O. F. Müller).

Diaphanosoma brachyurum (Liévin).

Daphnia magna Straus.

Daphnia pulex (De Geer).

Daphnia longispina O. F. Müller.

Scapholeberis mucronata (O. F. Müller).

Simocephalus vetulus (O. F. Müller).

Simocephalus serrulatus (Koch).

Ceriodaphnia reticulata (Jurine).

Ceriodaphnia pulchella G. O. Sars.

Ceriodaphnia quadrangula (O. F. Müller).

Ceriodaphnia megops G. O. Sars.

Ceriodaphnia laticaudata P. E. Müller.

Ceriodaphnia rotunda G. O. Sars.

Ceriodaphnia setosa Matile.

Moina brachiata (Jurine).

Moina rectirostris Leydig.

Bosmina longirostris (O. F. Müller).

Eurycercus lamellatus (O. F. Müller).

Acroperus harpæ Baird.

Camptocercus rectirostris (Schædler).

Chydorus sphaericus O. F. Müller.

Alona quadrangularis (O. F. Müller).

Alona affinis (Leydig).

Alona costata G. O. Sars.

Leydigia Leydigii (Schædler).

Graptoleberis testudinaria (S. Fischer).

Peracantha truncata (O. F. Müller).

Pleuroxus lævis G. O. Sars.

Pleuroxus aduncus (Jurine).

Pleuroxus trigonellus (O. F. Müller).

Iliocryptus sordidus (Liévin).

Macrothrix laticornis (Jurine).

Macrothrix hirsuticornis Norman et Brady.

Acantholeberis curvirostris (O. F. Müller).

Streblocerus serricaudatus (S. Fischer).

Polyphemus pediculus (Linné).

Beaucoup de ces espèces présentent des variétés et des races écologiques plus ou moins nettement définies. Il me paraît utile de rappeler à ce sujet, en y joignant des observations personnelles, quelques indications spéciales concernant les caractères de ces variétés et la synonymie de quelques espèces très communes.

Variétés. — Races écologiques des principales espèces récoltées.

Sididæ.

1. *Sida crystallina* (O. F. Müll.). — En dehors la forme typique on a décrit chez cette espèce deux variétés : *elongata* Sars et *limnetica* (= *Sida limnetica* Burckhardt).

La forme typique est pourvue d'un organe de fixation relativement puissant placé derrière la tête et elle habite (ainsi d'ailleurs que la variété *elongata*) parmi les plantes aquatiques dans les régions littorales. La variété *limnetica* est pélagique et ne possède pas d'organe de fixation ; elle n'a été trouvée que dans les grands lacs profonds de Suisse et d'Italie.

J'ai récolté uniquement la forme littorale typique (fig. 8 et 9).

2. *Diaphanosoma brachyurum* (Liévin) = *D. brandtianum* Fischer = *Daphnella brachyura* P. Müller.

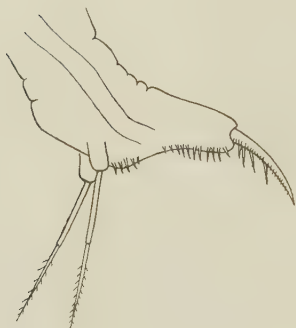


Fig. 8. — *Sida crystallina* (O. F. Müller) forme typique. — Post-abdomen. — Domaine des Etangs, septembre 1937. $\times 28$.



Fig. 9. — La même. — Tête avec organe de fixation bien développé sur la nuque. $\times 28$.

Tous les individus dont il sera question dans ce travail se rattachent à la forme typique, je rappellerai cependant qu'on a décrit plusieurs variétés.

La variété *Leuchtenbergianum* (Fischer) (qui serait d'après certains auteurs une espèce distincte) est caractérisée par des antennes longues, dépassant le bord postérieur de la carapace. Elle est particulièrement adaptée à la vie pélagique.

La var. *frontosa* Lilljeborg a une tête remarquablement haute, un peu échancrée en avant de l'œil.

Quant à la var. *tridentinum* Largaiolli, connue seulement dans quelques lacs italiens, elle est caractérisée par deux yeux non complètement fusionnés ainsi que par sa petite taille ; il s'agit probablement, selon RYLOV (1935), de jeunes ♀ de la forme normale.

Daphnidæ.

3. *Daphnia pulex* (de Geer) = *Monoculus pulex* de Geer = *Daphnia minnehaha* Herrick = *Daphnia alpina* Dad. = *Daphnia jurinei* Stingelin. — Il existe sur cette espèce, au point de vue systématique, une abondante bibliographie. Quelques-uns de ces travaux sont récents comme par exemple les remarques de RAMMNER (1933 *a* et *b*).

Différentes variétés de *Daphnia pulex* ont été décrites. La plupart des formes d'Europe, où cette espèce habite presque toujours des stations de petite étendue, possèdent une carène très basse, si peu développée qu'on ne la distingue généralement pas de profil. Telles sont, par exemple, les variétés suivantes ⁽¹⁾ :

Var. *obtusa* Kurz, à tête aplatie, basse et rostre très court avec parfois l'épine de la carapace réduite à l'extrême (2). Il convient de remarquer que la réduction extrême de l'épine de la carapace se produit également, au cours de la cyclo-morphose, chez des races de *Daphnia pulex* se rattachant à la forme typique. Aussi est-il indispensable, pour éviter des erreurs de détermination fréquemment commises, de suivre un cycle complet de variations morphologiques (fig. 10 et 11) ⁽²⁾.

Var. *Middendorffiana* Fischer, à front concave, profondément déprimé entre l'œil et le rostre, de sorte que la pointe du rostre est fortement détachée.

Var. *Schædleri* Sars, forme svelte ; carapace généralement très transparente, à épine longue.

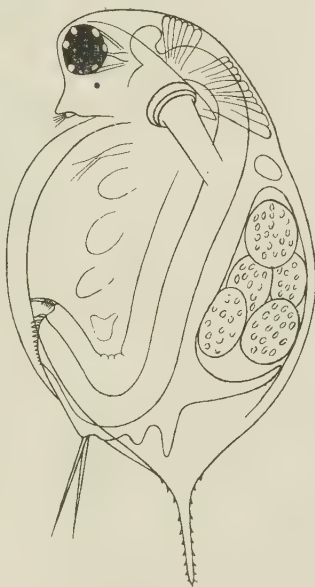


Fig. 10. — *Daphnia pulex* ♀ forme typique. Mare de l'Eglise à Greffiers, avril 1937.
× 28.

⁽¹⁾ RYLOV (1935), p. 116.

⁽²⁾ En dehors de ces caractères, on trouvera dans un travail de LITYNSKI (1913), des indications morphologiques détaillées sur cette variété *obtusa* et les formes qui s'en rapprochent. Je me suis référé aux descriptions de cet auteur pour mes déterminations.

En outre, RAMMNER (1927-1933) a trouvé dans des mares aux environs de Leipzig diverses formes de *Daphnia pulex* possédant une carène développée, très visible de profil, particulièrement sur les individus jeunes. En 1933, il décrit une de ces formes sous le nom de *Daphnia pulex* var. *cristata* tout en se demandant s'il ne s'agit pas d'une variation purement locale. Or j'ai retrouvé en 1937



Fig. 11. — Un stade de la cyclo-morphose avec épine caudale très réduite chez *Daphnia pulex* forme typique. — Mare de l'Eglise à Greffiers, août 1937.

× 38.



Fig. 12. — *Daphnia pulex* ♀ à carène développée sur la nuque. Sablière de Greffiers, été 1937. — C, carène.

× 25.

une forme très analogue dans de petites mares non loin de Rambouillet (fig. 12 et 13). Dans les stations naturelles on trouve, en réalité, tous les passages entre les variétés ci-dessus énumérées, et il apparaît qu'il s'agit de variations en rapport avec les conditions du milieu.

Indiquons que WAGLER (1937) ne retient comme variété distincte en Europe centrale que *Daphnia pulex obtusa*.

On connaît d'autre part des races de *Daphnia pulex* habitant les grands lacs de l'Amérique du Nord (var. *pulicaroïdes* Burckhardt,

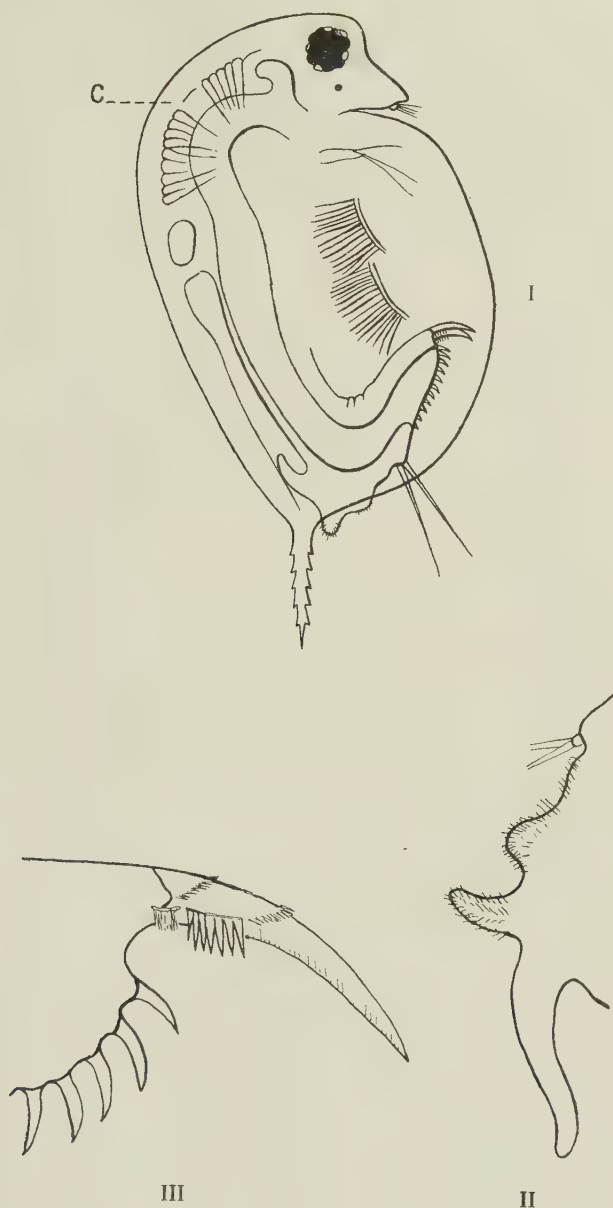


Fig. 13.

I. — *Daphnia pulex* ♀ à carène développée provenant du Trou-aux-Loups, été 1936. — C, carène. $\times 25$.

II. — Expansions dorsales du postabdomen chez cette ♀. $\times 185$.

III. — Armature de la griffe terminale du postabdomen chez la même. $\times 185$.

André Pacaud.

var. *parapulex*). WIERZEJSKI avait signalé l'existence de *Daphnia pulex* dans les lacs des Tatras. Mais, d'après LITYNSKI (1913), il s'agit d'une espèce différente : *Daphnia Wierzejskii*, caractérisée notamment par l'absence de soies sur le bord ventral des valves de la carapace (fig. 14).

4. *Daphnia longispina* O. F. Müll. — Sous ce nom, on désigne un ensemble de variétés dont certaines sont peut-être des espèces dis-

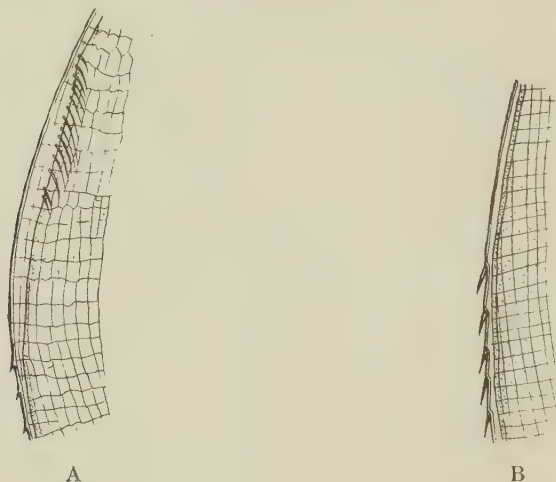


Fig. 14.

A. — Bord ventral des valves de la carapace chez le ♂ de *Daphnia pulex* var. *obtusa-obtusa* (d'après LITYNSKI, 1913).

B. — Bord ventral de la carapace chez la ♀ de *Daphnia Wierzejskii* Litynski qu'on avait confondue avec *Daphnia pulex obtusa* (d'après LITYNSKI, 1913).

tinctes ou doivent être au moins considérées comme des sous-espèces.

Pour la systématique détaillée de ces formes, on peut se reporter en particulier à BERGER (1934) et RYLOV (1935).⁶

Ces auteurs distinguent deux sous-espèces (1) :

a) *Daphnia longispina* (O. F. M.), sous-espèce *longispina* (= *D. paludicola* Hellich = *D. ventricosa* Eylmann = *D. aquilina* Sars = *D. hellichi* Stingelin) : corps ovale, allongé ; tête avec

(1) PARENZAN (1932) considérait en outre *Daphnia cristata* Sars comme une autre variété de *Daphnia longispina*. BERGER et RYLOV considèrent *Daphnia cristata* comme une espèce à part.

front nettement creusé ou échancré, rarement avec front presque rectiligne ; rostre fortement aigu ; œil grand ; ocelle présente et apparente ; épine de la carapace longue ou même très longue ; carapace généralement faiblement transparente, jaunâtre ou rougeâtre ; postabdomen généralement s'amincissant vers l'extrémité, à bord dorsal légèrement concave, portant 12 à 20 épines ; griffe terminale sans peigne basal ou seulement avec des soies très fines ⁽¹⁾.

Les mêmes auteurs distinguent dans cette sous-espèce les variétés suivantes : var. *typica* O. F. M. carapace striée d'une façon indistincte, corps svelte ; tête relativement très grande ; œil grand avec des cristallins nombreux et saillants ; 15 épines au bord dorsal du postabdomen ; longueur des ♀ 1 mm. 5 à 1 mm. 7.

Var. *litoralis* Sars, carapace très nettement striée, bord ventral plus courbé que le dorsal, épine de la carapace au-dessus du bord dorsal légèrement dirigée vers l'arrière ; bord dorsal du postabdomen portant 11 à 13 épines ; longueur des ♀ 2 mm. à 2 mm. 2.

Var. *rosea* Sars, tête petite ($\frac{1}{4}$ de la longueur totale), carapace nettement striée, colorée généralement en rose-rouge ; longueur des ♀ 1 mm. 9 à 2 mm. 1.

Var. *cavifrons* Sars, front très nettement concave rappelant *Daphnia pulex Middendorffiana* ; longueur des ♀ 1 mm. 5 à 1 mm. 7.

Var. *caudata* Sars, front nettement creusé ; très longue épine dépassant les $\frac{2}{3}$ de la longueur de la carapace : œil grand ; striation des valves faiblement marquée ; longueur des ♀ 2 mm. à 2 mm. 5.

Var. *rectispina* Kröyer, distincte de la précédente par la taille ; longueur des ♀ 2 mm. 8 à 3 mm. ; œil petit, striation plus nette que chez *caudata*.

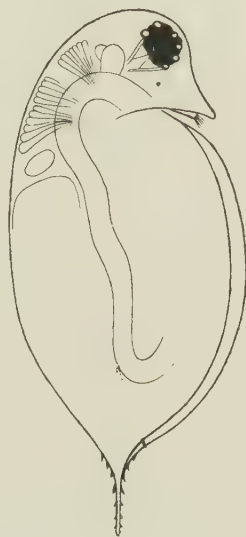


Fig. 15. — *Daphnia longispina*. Jeune ♀ provenant de la Bonne Mare. Juin 1935. $\times 33$.

(1) RYLOV (1935), p. 118.

b) *Daphnia longispina* sous-espèce *hyalina* (Leydig). Formes de lacs grands et moyens, à vie pélagique ; carapace généralement délicate, transparente ; épine toujours présente ; forte et longue, tête en avant et en-dessous le plus souvent nettement carénée ; rostre aigu ; œil généralement petit ; tache pigmentaire présente mais très petite ou plus rarement absente.

Aucune forme se rattachant à cette sous-espèce n'est étudiée dans le présent travail. Je n'insisterai donc pas sur ses diverses variétés.

Remarque. — WAGLER (1937) ne distingue pas de sous-espèces et conserve seulement dans l'es-

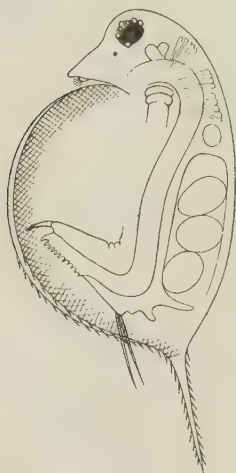


Fig. 16. — *Daphnia longispina* var. *litoralis* Sars. ♀ provenant de la Mare La Cave à Greffiers, juin 1936. $\times 22,5$.

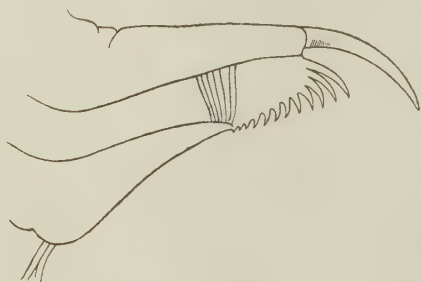


Fig. 17. — *Daphnia longispina* var. *litoralis* Sars. Postabdomen d'une ♀ provenant du Trou-aux-Loups, été 1936. $\times 80$.

pèce *longispina* les variétés suivantes : *typica* O. F. Müll., *caudata* G. O. Sars, *pulchella* G. O. Sars, *gracilis* Hellich, *galeata* G. O. Sars, *hyalina* (Leydig), *pellucida* P. E. Müll.

Les variétés *typica*, *litoralis* et *caudata* sont indiquées comme habitant les petites mares et les étangs. Ce sont en effet celles que j'ai ordinairement rencontrées, surtout les deux premières (fig. 15 et 16).

5. *Daphnia magna* Straus (= *D. pennata* O. F. Müll. = *D. schæfferi* Baird = *Dactylura magna* Brady). — Cette espèce qui sert de type à tout un groupe de Daphnies (groupe *magna*) se distingue facilement, comme l'on sait, par l'échancrure profonde, très caractéristique du bord dorsal de son postabdomen (fig. 18).

On n'a pas à ma connaissance décrit de variétés dans cette

espèce, pour l'Europe du moins. Cependant on soupçonne l'existence de races locales.

6. *Scapholeberis mucronata* (O. F. Müller) = *Monoculus bispinosus* de Geer = *Daphnia mucronata* O. F. Müll. = *Scapholeberis cornuta* Schœdler (cette dernière synonymie d'après WAGLER, 1937) ⁽¹⁾.

Les différentes variétés se distinguent essentiellement par le plus ou moins grand développement de la corne frontale (par exemple, la var. *fronte lævi* chez laquelle la corne frontale est très réduite ou absente) et du prolongement postérieur du bord ventral de la carapace. On a attribué ces différences à l'influence de la grandeur

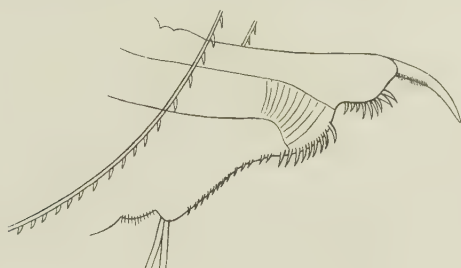


Fig. 18. — *Daphnia magna*. Postabdomen d'une ♀ provenant d'un bassin de l'Ecole d'Horticulture de Versailles. $\times 28$.

des stations, puis à la température (voir GRUBER, 1913 ; RAMMNER, 1927 ; RYLOV, 1935). Il est possible que ce dernier facteur intervienne en effet ; les formes d'été auraient la corne frontale plus développée. Cependant je dois indiquer que j'ai observé, en été, tous les passages entre les var. *fronte lævi* et *cornuta*. C'est ainsi que les trois formes représentées par les figures 19, 20 et 21 ont été récoltées au même moment, vers la mi-septembre, dans des stations où les conditions thermiques étaient très comparables.

7. *Ceriodaphnia reticulata* (Jurine). — Peigne latéral constitué par de fortes épines, à la base des griffes terminales du postabdomen.

On a distingué quelques variétés. Variété *Kurzii* (Stingelin), peigne basal et 2 à 4 épines, au lieu de 5 à 7 dans la forme *reticulata*

⁽¹⁾ KEILHACK (1909 b) considère *Scapholeberis cornuta* comme une variété de *Scapholeberis mucronata*.

sensu stricto. Var. *serrata* G. O. Sars, fornix étiré dorsalement en un prolongement aigu.

8. *Ceriodaphnia pulchella* G. O. Sars. — Carapace ovale plus ou moins allongée avec une pointe bien développée, mais non garnie



Fig. 19. — *Scapholeberis mucronata* var. *fronte laevi*. ♀ provenant du Domaine des Etangs, septembre 1937. $\times 50$.



Fig. 20. — *Scapholeberis mucronata*. ♀ provenant de l'Etang de Villeneuve, septembre 1937. $\times 50$.

d'épines à l'angle supéro-postérieur. Fornix courbé de façon régulière. Postabdomen très court et large muni dorsalement de chaque côté de 7 à 10 fortes épines et de 3 à 5 épines plus fines



Fig. 21. — *Scapholeberis mucronata* var. *cornuta*. ♀ provenant du Trou-aux-Loups, septembre 1937. $\times 52$.

semblables à des soies. Griffe terminale sans peigne basal, mais portant des poils fins et courts ⁽¹⁾.

WAGLER (1937) donne des indications concordantes, mais il fait de cette forme une variété de *Ceriodaphnia quadrangula* (O. F. Müll.).

(¹) D'après RYLOV (1935). On indique parfois comme autre caractéristique la forme de la tête, faisant nettement saillie au-dessous des antennules (PARENZAN, 1932; WAGLER, 1937).

9. *Ceriodaphnia quadrangula* (O. F. Müll.). — Forme générale de la carapace comme chez l'espèce précédente. Postabdomen s'amincissant un peu vers l'extrémité, garni seulement de fortes épines de chaque côté du bord dorsal, sans fines épines semblables à des soies; sous la griffe terminale, ce bord dorsal est légèrement échancré (ausgebuchtet). Griffe terminale comme chez l'espèce précédente.

La variété *hamata* G. O. Sars a une taille légèrement plus grande que la forme typique. La pointe supéro-postérieure de la carapace, généralement plus longue, porte deux très petites épines elles-mêmes finement dentelées latéralement. Fornix à angle net portant chez les ♀ de printemps et d'été une pointe dirigée vers l'arrière.

WAGLER (1937) considère comme se rattachant à la même espèce : *Ceriodaphnia affinis* Lilljeborg, *Ceriodaphnia intermedia* Hartmann, *Ceriodaphnia connectens* Drost et même, ainsi qu'on vient de le voir, *Ceriodaphnia pulchella* Sars. Pour cet auteur, il n'est même pas certain que ces diverses formes soient des variétés distinctes : elles pourraient correspondre simplement à des variations saisonnières ou à des changements morphologiques liés à l'âge. Je ne les ai pas observées assez souvent pour avoir une opinion sur ce point. Il serait d'ailleurs intéressant de voir si ces variations ne sont pas également en quelque mesure en rapport avec d'autres conditions du milieu. En tout cas, j'ai continué à considérer *Ceriodaphnia pulchella* comme une espèce distincte de *Ceriodaphnia quadrangula*.

Remarque. — On constate que les diverses espèces de ce genre énumérées ci-dessus (à part les deux premières qui peuvent mener une vie pélagique) sont considérées uniformément comme habitant parmi les plantes dans les stations de petites dimensions ou les régions littorales des étangs. Cependant il est de constatation banale que la distribution locale de ces différentes formes est loin d'être la même dans les régions où plusieurs d'entre elles sont également répandues.

Bosminidæ.

La systématique de ce groupe, abondamment représenté dans le plancton des étangs, reste fort incertaine sur bien des points. Pour

la bibliographie, on consultera utilement KEILHACK (1909 *b*), RÜHE (1912 *a* et *b*) ainsi que RYLOV (1935) et WAGLER (1937). Un grand nombre de formes décrites comme des variétés distinctes sont actuellement considérées comme les degrés successifs de variations saisonnières d'un nombre très restreint d'espèces. La nomenclature évolue par suite dans le sens d'une simplification importante au fur et à mesure que l'on connaît mieux les relations des différentes formes entre elles. D'une façon générale, le cycle des variations est tel que, chez les formes d'été, la taille diminue, les antennules se raccourcissent et se recourbent plus fortement tandis que la pointe

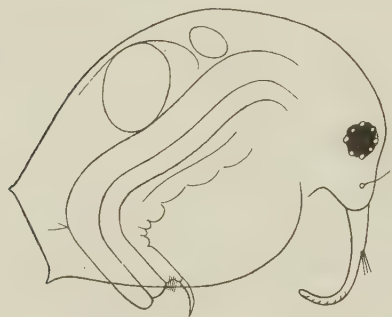


Fig. 22. — *Bosmina longirostris* ♀, var. *curvirostris* Fischer. Etang d'Ursine, juin 1935. $\times 100$.

inféro-postérieure des valves régresse. Toutes les formes existant en Europe se ramèneraient ainsi à deux espèces, *Bosmina longirostris* (O. F. Müll.) et *Bosmina coregoni* Baird.

10. J'ai récolté surtout quatre variétés de *Bosmina longirostris*:

Var. *typica* : carapace le plus souvent hautement bombée. Epine de la carapace relativement longue, généralement sans entaille en dessous. Antennes antérieures longues, régulièrement

courbées avec 9 à 13 entailles dans la moitié distale. Partie terminale de ces antennes nettement plus longue que la partie basale.

Var. *cornuta* Jurine. Antennes antérieures plus courtes que chez *typica*, à extrémité nettement courbée en crochet avec 7 à 11 entailles vers l'extrémité distale. Epine de la carapace courte, généralement sans entaille.

Var. *curvirostris* Fischer. Antennes comme chez *cornuta*, mais plus courtes et encore plus fortement courbées. Epine de la carapace très courte ou absente.

Var. *pellucida* Stingelin. Antennes antérieures assez longues, généralement courbées de façon régulière et portant une entaille en dessous ; partie distale avec 10 à 12 entailles. Epine de la carapace moyennement longue, avec une entaille en dessous.

On distingue encore dans la même espèce :

La Var. *brevicornis* Hellich. Antennes antérieures encore plus courtes que chez *cornuta* ($1/4$ à $1/3$ de la longueur totale), portant 6 à 8 entailles seulement. Partie terminale de ces antennes peu ou pas plus longue que la partie basale.

La Var. *similis* Lilljeborg. Ressemble à la forme typique. Epine de la carapace portant une entaille à sa partie inférieure.

Je ferai remarquer que j'ai trouvé une abondante population de *Bosmina longispina cornuta* en pleine saison froide, au Domaine des Etangs (fig. 23).

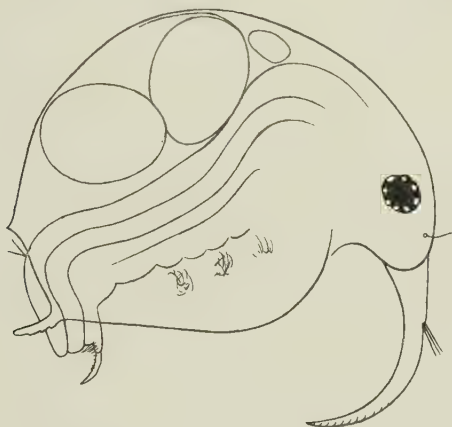


Fig. 23. — *Bosmina longirostris* ♀, var. *cornuta* Jurine. Domaine des Etangs, fin décembre 1935. $\times 100$.

La question du déterminisme de ces variations morphologiques cycliques ne pourra certainement être résolue sans des recherches expérimentales. Cependant, je signalerai à ce propos une remarque de KRASNODEBSKI (1937) qui voit en Zahorynie la forme *typica* se maintenir en été dans le courant de certaines rivières, tandis que les formes *cornuta* et *brevicornis* dominent de beaucoup dans les endroits où l'eau est moins renouvelée.

Chydoridæ.

On a observé de très nombreuses variétés locales chez beaucoup de *Chydoridæ* (voir en particulier WEIGOLD, 1910-1911). Mais les relations entre ces variétés et les conditions du milieu sont loin

d'être bien élucidées. Retenons seulement ici quelques brèves indications relatives à des espèces que j'ai récoltées fréquemment.

11. *Alona affinis* Leydig est parfois considérée comme une variété d'*Alona quadrangularis* (O. F. Müller). Elle se distingue cependant de cette dernière par les caractères suivants : rostre

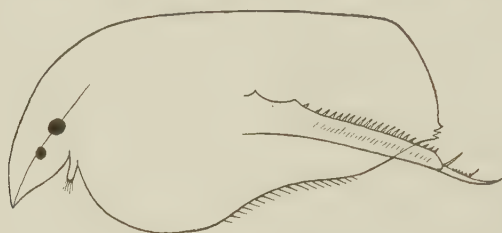


Fig. 24. — *Camptocercus rectirostris* ♀ forme typique. Domaine des Etangs, septembre 1936. $\times 46$.

plus long et plus pointu, existence d'une petite épine sur l'articulation des soies natatoires des antennes; œil plus grand que l'ocelle. Présence d'une 6^e paire d'appendices thoraciques atrophiés. Post-

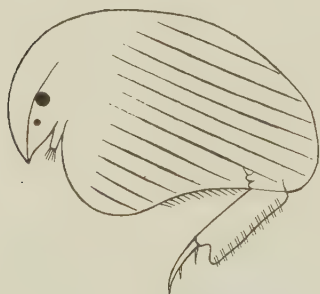


Fig. 25. — *Acroperus harpæ* ♀ forme typique. Domaine des Etangs, septembre 1936. $\times 52$.



Fig. 26. — *Alona affinis* ♀. Post-abdomen. Etang d'Ursine, juin 1937. $\times 140$.

abdomen non élargi à l'extrémité. Griffes terminales portant ainsi que son épine basale de très fines soies sur sa partie proximale (fig. 26).

12. *Acroperus harpæ* Baird. — KEILHACK (1909 b) distingue deux sous-espèces : 1^o *Acroperus harpæ* sensu stricto, avec bord supérieur de la carapace arqué se continuant régulièrement par le bord postérieur bas ; hauteur de la carapace supérieure à 60 o/o de la longueur du corps. Rostre pointu ; carène de la tête relativement

basse en automne et en hiver. La variété *frigida* Ekman, caractérisée par la régression particulièrement marquée de la carène chez la femelle et considérée comme une forme arctique, a été trouvée à diverses reprises en Europe centrale (par exemple en Saxe par WEIGOLD, 1910-1911), et même en France par HUBAULT (1932). Cette variété est identique à l'espèce *Acroperus leucocephalus* Wierzejski. Tous les individus que j'ai récoltés se rattachent à la forme *Acroperus harpæ* typique (fig. 25).

2° *Acroperus harpæ angustatus* : Corps très allongé, bord supérieur aplati, bord postérieur haut avec un angle supéro-postérieur peu arrondi ; bord ventral des valves droit ; hauteur de la carapace inférieure à 58 o/o de la longueur du corps ; rostre obtus ; carène haute. Chez la variété *neglectus* Lilljeborg les antennules atteignent l'extrémité du rostre.

13. *Camptocercus rectirostris* (Schöedler). La variété *biserratus* Schöedler est caractérisée comme suit : bord dorsal fortement courbé ; bord postérieur bas, très convexe ; bord inférieur profondément concave, tête plus inclinée vers le bas et en avant, pointe du rostre moins accusée que chez la forme principale. Les individus que j'ai récoltés appartiennent à cette dernière (fig. 24).

C. — Indications bibliographiques spéciales concernant la répartition des Cladocères en France.

En dehors de ces travaux, il existe dans une infinité de notes, consacrées au plancton des eaux douces des indications d'un intérêt d'ailleurs fort inégal sur la distribution et plus généralement sur la biologie des Cladocères. Il ne peut être question de donner ici un aperçu, même sommaire, de ces innombrables publications. Je rappellerai simplement les plus importantes de celles qui, à ma connaissance, ont contribué à faire connaître les grandes lignes de la distribution géographique des Cladocères en France.

On doit citer en premier lieu les importants travaux de J. RICHARD sur les Entomostracés de diverses régions de France (1887 à 1897). Vers la même époque paraissent les recherches de DE KERHERVÉ (1889-90-92-95), puis plus récemment les observations de THIEBAUD (1906-1908 *a* et *b*). On peut signaler ensuite la Thèse de VIRIEUX (1916) consacrée au plancton lacustre, les observations de P. PARIS

sur les Entomostracés de la Côte-d'Or (1916-18-19-32). Parmi les travaux plus récents, citons encore ceux de PELOSSE (1925 et années suivantes) sur les lacs alpins français, de CHEVEY sur le plancton des étangs de la Brenne (1927), de HUBAULT, qui, en dehors de ses études sur les Invertébrés torrenticoles, a étudié le plancton des lacs de montagne du Nord-Est de la France (1932). Il me reste à rappeler les observations de J. ROY et notamment sa Thèse (1932 *b*); quoique diverses questions concernant la biologie des Copépodes tiennent dans ce dernier travail une place prépondérante, on trouve aussi, dans la partie faunistique, de nombreuses observations concernant la répartition de divers Cladocères dans une région située entre la Sarthe et le Loir. Le même auteur avait précédemment publié une note sur les Cladocères de la région pyrénéenne (1931) et a repris plus récemment des observations dans la Sarthe (1933).

Enfin j'ai moi-même publié quelques observations sur la faune de Cladocères des mares et de divers étangs du Bas-Berry, des environs de Paris et des lacs pyrénéens (1933 et années suivantes) ⁽¹⁾.

⁽¹⁾ Je rappellerai également pour mémoire l'étude consacrée par H. GAUTHIER à la faune des eaux continentales de l'Afrique du Nord française (1928).

CHAPITRE III

GÉNÉRALITÉS SUR LES TECHNIQUES

A. — Recherches dans la nature.

I. — *Mesures et dosages dans les stations naturelles.*

Les noms de BIRGE et JUDAY, WINKLER, MAUCHA, ATKINS, NICLOUX sont attachés à l'histoire des progrès récents des procédés de mesure en limnologie. En dehors des publications fondamentales de ces différents auteurs auxquels j'ai emprunté les procédés de dosage utilisés dans ce travail, on pourra trouver également des renseignements bien au point et de nombreuses références dans un article de LEGENDRE (1936-37) destiné en principe aux océanographes, mais que les limnologues consulteront avec fruit : dans bien des cas, les mêmes procédés de dosage sont en effet applicables sans modifications essentielles pour l'eau de mer et pour l'eau douce.

Je me bornerai ici à quelques indications de caractère général relatives d'une part à l'outillage, d'autre part à la façon de travailler dans la nature pour recueillir des données vraiment utiles au point de vue écologique. Les détails techniques et les références précises seront fournis, pour chaque dosage, au début du chapitre correspondant.

Les méthodes sont d'ordinaire appliquées exactement d'après les indications fournies par les ouvrages auxquels j'ai fait allusion ci-dessus. J'ai seulement cherché à simplifier le plus possible l'outillage. Il y a en effet intérêt, pour beaucoup des dosages ou des examens envisagés dans les pages qui suivent, à opérer sur place, immédiatement après le prélèvement de l'échantillon d'eau. Or beaucoup des stations que j'ai explorées sont loin de tout laboratoire. Réactifs et appareils de mesure doivent donc pouvoir être transportés aisément.

a) J'utilise pour les réactifs de petits flacons de 40 à 45 centimètres cubes; ce volume est largement suffisant, vu les petites quantités de réactifs généralement nécessaires. Seule la liqueur hydrotimétrique doit être emportée dans un flacon un peu plus grand lorsqu'on est en pays calcaire.

b) *Vases jaugés pour les dosages.* — Ils comprennent : 1 flacon hydrotimétrique; 1 petit matras de 100 centimètres cubes; 1 fiole de 150 centimètres cubes; 1 flacon de WINKLER à col étroit et double trait de jauge pour le dosage du CO_2 ; 2 tubes en Y de NICLOUX pour dosage d'oxygène; des pipettes de différents modèles; quelques burettes graduées, modèle burette de Gay-Lussac.

c) *Dispositif pour colorimétrie.* — Tubes à essai, porte-tubes, étalons et comparateur.

L'ensemble tient dans une mallette de $35 \times 18 \times 25$ centimètres, de très faible poids et d'encombrement minimum, qu'un revêtement imperméable permet de transporter en tout temps et de déposer sans risque sur n'importe quel rivage.

*Remarques d'ordre général sur la façon de procéder
aux observations et aux mesures.*

Avant d'en finir avec ces indications, je voudrais encore insister sur un point important. Les nombreuses données analytiques maintenant rassemblées montrent quelles différences considérables peuvent être observées dans les conditions physico-chimiques, à la même heure, en des points d'une mare parfois très voisins, ou encore en un même point à des moments différents. Si l'on remarque qu'un certain nombre des facteurs dont les variations sont les plus amples se trouvent précisément avoir une très grande importance écologique, on voit que toute mesure, pour présenter un intérêt véritable, doit être localisée dans le temps et dans l'espace de la façon la plus précise. Cependant, en parcourant la bibliographie, on constate que beaucoup des mesures qui ont été effectuées dans des stations à Cladocères sont pratiquement inutilisables pour une analyse des faits écologiques, faute d'être accompagnées de précisions indispensables. Ici, on nous donne un seul tableau de mesures physiques et chimiques pour un vaste étang où les conditions, de toute évidence, étaient extrêmement variées, notamment dans les zones littorales. Telle autre analyse n'est accompagnée

d'aucune indication de date. Souvent encore la liste faunistique qui accompagne un seul tableau de mesures révèle une hétérogénéité certaine que, par ailleurs, diverses indications relatives à l'environnement confirment et expliquent. Or, comme nous ignorons à quelle zone se rapportent les mesures, elles perdent de ce fait tout intérêt. Une somme considérable de travail se trouve ainsi avoir été dépensée en pure perte par de nombreux chercheurs. Les mesures physiques ou chimiques qui figurent dans les tableaux qui vont suivre se rapportent toujours à des échantillons prélevés *au moment et au point même* où je récoltais les Cladocères.

II. — Récolte et transport du matériel.

La récolte des Cladocères est d'une pratique fort simple. L'outillage qu'elle nécessite est cependant assez varié, étant donné l'extrême diversité des mœurs et de l'habitat des différentes espèces.

Toutefois, les présentes recherches se rapportant, comme il a été dit, presque exclusivement à des formes qui habitent des zones littorales ou des stations de très petites dimensions, je n'examinerai pas ici les procédés de capture des formes typiquement pélagiques, ni les nombreux modèles de filets, flacons et sondes dont on peut trouver la description dans tous les traités relatifs à l'étude du plancton. Je dirai par contre un mot rapide des quelques instruments très simples utilisés pour explorer les mares ou fouiller les herbiers.

La récolte des espèces vivant en eau libre est faite soit avec un petit filet à plancton du modèle le plus ordinaire, de 30 centimètres de diamètre environ, soit avec un flacon à large goulot, d'une capacité de 300 à 500 centimètres cubes, fixé à l'extrémité d'une perche articulée et fermé par un bouchon de caoutchouc maintenu en place par un élastique ou un ressort très souple. Un fil longeant la perche commande l'ouverture de cet appareil qui permet de faire des observations quantitatives approchées concernant l'abondance relative de chaque espèce en un point déterminé.

Les récoltes dans les herbiers et les touffes de plantes aquatiques, à la surface des amas de débris ou sur la vase, peuvent être effectuées avec de petites épuisettes de type ordinaire, coniques, d'un diamètre d'environ 20 centimètres. Mais j'utilise aussi très fréquem-

ment un simple disque de toile à mailles fines tendu d'une façon un peu lâche sur la carcasse d'une épuisette. Cet instrument d'apparence rudimentaire me semble commode dans nombre de cas. En effet, les Cladocères habitant les petites flaques ou les zones littorales des étangs et des mares ne sont pas de puissants nageurs. Ils adhèrent facilement à ce disque de toile fine que l'on promène à la façon d'une cuiller en raclant rapidement les objets immergés. Il suffit alors d'observer avec soin, en s'aidant de la loupe, la surface de la toile pour avoir sans difficultés les premières indications sur l'abondance relative des différentes formes⁽¹⁾, le nombre moyen d'œufs parthénogénétiques, la présence d'éphippies, la couleur du contenu intestinal, la présence de divers épizoaires, etc. On procède ainsi à un examen sommaire plus rapidement qu'avec l'épuisette conique habituelle. Or l'examen détaillé de l'état de la faune de Cladocères dans les différentes régions d'une mare (ou d'un littoral d'étang) nécessite, en général, une exploration longue et minutieuse ; d'autre part, les diverses mesures (température, lumière, pH, gaz dissous, etc.) accompagnant les observations doivent, pour être comparables entre elles, être faites dans un intervalle de temps relativement court. Dans ces conditions, il est évident que tout procédé susceptible d'abréger la durée totale des opérations présente un intérêt appréciable.

Un autre instrument d'exploration, très commode pour étudier des localisations étroites dans certaines zones littorales ou dans de très petites flaques d'ornières est une pipette d'assez grandes dimensions, fermée à l'extrémité supérieure par une forte poire en caoutchouc. Il est des cas, en effet, où l'on ne peut introduire dans la mince couche d'eau explorée la plus petite époussette sans risquer de soulever de la vase et par suite de perturber sérieusement la distribution locale des animaux étudiés. L'utilisation de la pipette permet une exploration plus fine et plus précise.

Enfin, lorsque l'approche est très facile, il peut parfois être commode de pratiquer l'exploration d'une zone littorale particulièrement intéressante à l'aide d'un simple tube à essai. J'ai maintes fois

(1) Évidemment, cette exploration ne permet pas une numération exacte. Une telle opération nécessite des prises faites suivant des techniques bien définies et avec des précautions spéciales, abondamment décrites et discutées dans tous les Traités de Limnologie.

procédé de cette façon pour étudier la localisation de *Chydorus Sphaericus*, *Peracantha truncata*, de divers *Pleuroxus*, *Macrothrix*, *Scapholeberis*, etc... formes que l'on trouve généralement massées en très grande abondance dans des zones extrêmement restreintes.

Transport du matériel. — D'une façon générale, on doit considérer comme toujours très utile un examen du matériel à l'état frais. L'essentiel des précautions à prendre pour le transport des Cladocères vivants jusqu'au laboratoire est connu (voir en particulier WAGLER, 1925).

On doit redouter, notamment, l'épuisement du milieu en oxygène. Les différentes espèces sont, d'ailleurs, loin d'être également sensibles à ce facteur. Un dispositif simple et commode pour maintenir une aération suffisante, tout en évitant pratiquement les pertes de liquide pendant le voyage, consiste à fermer chaque flacon avec un bouchon de caoutchouc percé d'un trou dans lequel passe un tube de verre de 2 millimètres de diamètre et long de quelques centimètres.

Conservation à l'état frais. — Il arrive très fréquemment que l'on ait besoin, sans vouloir mettre en train un véritable élevage, de conserver vivant pendant quelque temps le matériel récolté. Quelques précautions sont nécessaires. Un grand nombre d'espèces sont très sensibles à la contamination du liquide; aussi est-il à recommander, comme l'indique WAGLER (1925), de couvrir les récipients tout en s'arrangeant pour assurer une aération convenable. La plupart des auteurs ont longtemps recommandé de « ne pas sortir les Cladocères de leur eau » et d'étendre les échantillons uniquement avec de l'eau provenant de la station même. Une telle façon de procéder peut se heurter naturellement à des difficultés sérieuses. Or, on sait bien maintenant qu'il est parfaitement possible d'utiliser autre chose que de « l'eau d'étang ». L'eau des canalisations peut très bien être employée à condition de la faire bouillir, de la filtrer et de l'abandonner librement pendant un certain temps, après agitation. Ce traitement empirique suffit en effet, en général, pour rendre l'eau propre à recevoir les Cladocères les moins délicats, tels que *Daphnia pulex*, *Simocephalus vetulus*, etc. Le départ de l'excès de CO_2 dissous, la précipitation ou l'oxydation d'un certain nombre d'impuretés et certainement aussi, dans le cas général, un abaissement de la tension superficielle comptent parmi les facteurs de cette modification favorable.

J'utilise depuis longtemps l'eau des canalisations du Laboratoire de Biologie expérimentale à la Sorbonne, ainsi traitée par ébullition et filtration. Presque tous les Cladocères que j'ai récoltés y présentent un comportement parfaitement normal et peuvent y être conservés tout le temps nécessaire. Notons cependant que quelques formes particulièrement sensibles à l'influence de la tension superficielle, comme par exemple les *Bosmina*, peuvent encore, dans certains échantillons de cette eau bouillie, se trouver entraînées à la surface. Il suffit dans ce cas d'ajouter quelques gouttes d'une solution organique, telle qu'une infusion très diluée de crottin de cheval, pour éviter ces accidents.

Observation, détermination et fixation du matériel. — L'observation des Cladocères à l'état frais ne présente aucune difficulté. La transparence de ces animaux permet de faire presque toutes les observations intéressantes, tant au point de vue systématique que biologique, sur l'animal entier comprimé légèrement entre lame et lamelle de façon à faire saillir le postabdomen et ses expansions dorsales. Quelquefois, on est amené à effectuer une petite dissection, par exemple pour distinguer entre *Daphnia longispina* et *Daphnia pulex*.

Les préparations destinées à être conservées sont généralement faites sur lame. Différents procédés ont été proposés. J'en indiquerai brièvement quelques-uns.

A. — Montage dans la térébenthine de Venise.

- 1° Fixer dans l'alcool à 95°.
- 2° Passer dans la série des alcools en décroissant jusqu'à l'eau pure.
- 3° Mettre quelques cristaux de quinone et surveiller de temps en temps la coloration.
- 4° Laver, repasser en sens inverse dans la série des alcools jusqu'à l'alcool à 95°.
- 5° Monter dans la térébenthine de Venise. Recouvrir d'une lamelle sans border.

On utilise avec avantage, dans le but de ne pas altérer certains détails morphologiques, des milieux évitant la déshydratation, tels que glycérine gélatinée, milieux au sirop ou à la gomme. Voici à titre d'exemple quelques façons de procéder à des montages de ce genre.

B. — Montage dans la glycérine gélatinée.

- 1° Les animaux sont placés pendant 4 heures dans la potasse à 10 %.
- 2° Passage dans l'eau distillée + acide pyrogallique.
- 3° Passage dans un mélange eau + glycérine : 1/3 de glycérine + 2/3 d'eau.

- 4° Laisser à l'étuve jusqu'à complète évaporation de l'eau.
 5° Monter dans la glycérine gélatinée (Formule de Kaiser).
 6° Luter au Baume de Canada, au collodion ou avec un vernis séchant rapidement.

C. — *Montage dans un sirop.*

PARENZAN (1932) utilise un milieu de ce genre. Il opère comme suit :

- 1° Fixer par passage rapide dans une solution de formol à 5 %.
 2° Porter directement sur lame dans le milieu suivant :

Eau distillée.....	70 grammes
Acide phénique.....	2 gouttes
Gomme arabique.....	15 grammes
Saccharose	15 »

- 3° Luter au Baume du Canada après 48 heures environ.

E. — *Préparation en vue de recherches morphologiques
ou physiologiques spéciales.*

L'acide picrique en solution alcoolique, le brun Bismarck, le carmin, l'éosine, le bleu de méthylène, etc., ont été recommandés comme agents de coloration dans des buts divers. Les méthodes de coloration vitale ont été appliquées aux Cladocères pour l'étude du système nerveux et de différentes fonctions telles que la respiration, la nature exacte de l'organe adhésif de certaines espèces, etc. (voir bibliographie détaillée dans RYLOV, 1935).

Je dirai enfin quelques mots de la technique préconisée par NAUMANN (1917-1918) pour l'examen du contenu intestinal des Cladocères. Le mode de préparation diffère selon qu'on veut rechercher la présence de Diatomées, d'Algues à membrane fine ou de détritiques organiques.

1° Cas d'un contenu intestinal très réfringent. On monte dans la glycérine à différentes concentrations; la glycérine additionnée d'une très petite quantité de phénol constitue un milieu excellent pour l'observation. S'il s'agit de Cladocères très transparents, on emploie de la glycérine additionnée d'iodure de potassium. On a également recommandé l'emploi de l'hydrate de chloral.

2° Cas d'un contenu intestinal assez peu réfringent. Il faut monter les préparations dans des milieux plus réfringents, comme le baume de Canada dissous dans le xylol.

a) Traiter d'abord la préparation par la série des alcools jusqu'à l'alcool absolu, puis par l'alcool-xylol, puis par le xylol; monter enfin dans le baume de Canada + xylol.

b) Une autre méthode, plus simple, consiste à passer dans la série des alcools jusqu'à l'alcool à 96°, puis dans le mélange suivant :

Phénol cristallisé.....	22 grammes
Xylol	100 centimètres cubes

On monte encore dans le baume de Canada. Cette méthode permet d'éviter le passage dans l'alcool absolu.

B. — L'élevage des Cladocères.

L'élevage des Cladocères est pratiqué depuis longtemps au laboratoire. Sans passer en revue ici tous les procédés préconisés, je m'arrêterai cependant quelque peu sur cette importante question.

Comme nourriture, dès le début, on donne des Algues variées appartenant au nannoplankton, *Protococcales* diverses, petites *Euglènes*, *Chlamydomonas*, *Cryptomonas*, *Mallomonas*, etc. On utilise également des infusions diluées de divers excréments; en particulier on fait, dans de nombreux laboratoires, le plus grand usage d'un milieu constitué par de l'eau infusée sur un mélange de fumier de cheval et de terre de jardin ⁽¹⁾. On a également préconisé, comme nourriture, des levures (BOND, 1934), de la poudre de sang, de la farine de poisson, etc.; mais, dans ces différents cas, il faut prendre des précautions particulières pour empêcher l'accumulation du CO² et une trop forte diminution de la teneur en oxygène.

La recherche du milieu de base le plus favorable a préoccupé tout spécialement divers auteurs. On recommandait encore, jusqu'à une époque récente, d'utiliser pour les élevages, comme pour la conservation de courte durée envisagée précédemment, l'eau de la station même où l'on avait récolté des Cladocères, ou tout au moins de « l'eau d'étang ».

En 1925, NAUMANN et WAGLER donnent (Abderhalden Handbuch..., t. IX) des indications méthodiques et déjà plus précises. L'article de NAUMANN est consacré à *Daphnia magna* Straus. Comme milieu de départ, l'auteur utilise « l'eau d'un abreuvoir à bestiaux » où cette espèce habite en abondance; le pH peut varier de 6 à 8 sans inconvénient. On n'a pas à prendre de précautions spéciales pour l'aération, *Daphnia magna* se révélant très résistante à l'asphyxie.

L'article de WAGLER dans le même volume traite de l'élevage des

(1) Dans le but évident de rendre leurs expériences plus aisées à reproduire, certains auteurs américains ont même donné une recette précise pour constituer un tel milieu (STUART, TALLMAN and COOPER, 1931) : on prend des proportions définies de terre et de fumier dans un volume d'eau déterminé. Cependant il est clair que, même avec ces précautions, les différents milieux obtenus peuvent difficilement être considérés comme ayant une valeur nutritive comparable dans tous les cas.

Cladocères en général. Il donne une vue d'ensemble sur le sujet en s'étendant d'abord sur le choix des récipients (forme, dimensions) et la nécessité de protéger les cultures contre la contamination par les poussières atmosphériques. A cette occasion, il s'élève contre l'opinion selon laquelle certaines Bactéries de la pellicule superficielle seraient une nourriture excellente pour les Cladocères ; il voit surtout dans l'activité des Bactéries un facteur défavorable.

Le choix de l'eau pour la constitution du milieu est subordonné à diverses conditions dans le cas de certaines espèces qui semblent exiger une eau, non seulement peu calcaire, mais tourbeuse. En dehors de ces cas spéciaux, il y a toujours lieu, dit encore WAGLER, de prendre de préférence de l'eau des stations naturelles qu'on laisse séjourner un certain temps au laboratoire avant de l'utiliser, mais on peut aussi, éventuellement, employer l'eau des canalisations filtrée.

Les conditions de température et de lumière paraissant les plus favorables sont également envisagées de façon systématique. Enfin l'auteur examine la question de l'influence de la constitution chimique du milieu, mais surtout pour constater l'absence presque complète de données précises sur ce point. On trouve avant tout, dans cet article, le souci de fournir le plus méthodiquement possible des indications empiriques aisément utilisables pour des élevages en série au laboratoire et même, le cas échéant, pour des élevages en masse à des fins pratiques.

Deux nouveaux articles de NAUMANN dans la même publication (1929 *a* et *b*) sont conçus dans un esprit analogue mais avec une tendance de plus en plus marquée à la précision. L'auteur y donne, pour l'élevage d'une douzaine de Cladocères, des indications relatives aux conditions optima de pH , d'éclairement, de température, d'aération et de nourriture. Un point digne d'être retenu est que NAUMANN envisage l'introduction dans le milieu de *solutions minérales synthétiques*, devant répondre d'une façon générale aux deux conditions suivantes : 1° *contenir du phosphore et de l'azote*, 2° *présenter une concentration totale en sels inférieure à 0,1 o/o*. Parfois même, la concentration doit être encore plus faible et, d'autre part, il est utile d'introduire dans la solution un mélange-tampon afin d'obtenir un pH relativement stable. C'est le cas lorsqu'on veut élever *Holopedium gibberum*, pour lequel l'auteur conseille le milieu suivant : dans 200 centimètres cubes d'eau pro-

venant d'un lac oligotrophe, pauvre en sels, on dissout 0 gr. 1 de $\text{NO}^3\text{Na} + 0 \text{ gr. } 9$ de $\text{PO}^4\text{KH}^2 + 0 \text{ gr. } 9$ de $\text{PO}^4\text{Na}^3\text{H} + 0 \text{ gr. } 1$ de SO^4Mg ; puis on introduit cette solution dans l'eau de lac servant à l'élevage à raison de 1 à 10 centimètres cubes par litre. Les Algues du nannoplankton contenues dans l'eau de lac se développent très rapidement dans ce milieu et le pH a tendance à s'élever malgré la présence des deux phosphates alcalins, qui ne sont pas à une concentration suffisante pour tamponner fortement l'ensemble. On empêche cette élévation du pH en ajoutant à intervalles réguliers de très petites quantités d'un acide (NAUMANN, *op. cit.*, p. 1439). Ces indications sont un acheminement très net vers l'utilisation de milieux entièrement synthétiques. Un peu plus tard TAUSON (1931), voulant étudier l'action de divers facteurs physico-chimiques sur *Daphnia pulex* élève ce Cladocère dans des conditions assez analogues : le milieu est toujours constitué par de l'eau de stations naturelles (étangs ou mares) à laquelle on ajoute différentes solutions minérales synthétiques. La nourriture est constituée comme toujours, par des Algues ou des infusions de fumier, ou même simplement, dans certains essais, par de l'eau de stations naturelles très riches en matières organiques.

Pendant ce temps, en France, la question de l'élevage des Cladocères était reprise dès 1924 avec des méthodes différentes, dans le but d'élucider un autre problème, celui du rôle des Bactéries dans la nutrition et le déterminisme du cycle reproducteur de ces animaux. TREILLARD (1924, 1925 *a* et *b*) réalise le premier des élevages de Daphnies (*Daphnia magna* Straus) *en milieu stérile*. Or, on sait que cette espèce vit généralement dans des mares à eau très trouble et très polluée. Pour obtenir une souche stérile, TREILLARD procède ainsi : une ♀ dont la poche incubatrice est remplie de nombreux œufs parthénogénétiques est soumise, pendant plusieurs jours à un grand nombre de passages successifs dans des tubes à culture contenant de l'eau distillée stérile ; finalement, on provoque, par un ou deux passages dans l'eau oxygénée à 10 volumes, la mort de la mère ; cette mort est accompagnée, quand tout se passe bien, de la libération de jeunes qui sont recueillis aseptiquement et transportés dans d'autres tubes, également stériles, contenant le milieu d'élevage.

La nourriture fournie est variée. L'auteur emploie une solution de glucose à 1 0/0 dans laquelle il ajoute des globules de lapin lavés

à l'eau citratée à raison d'une goutte de globules pour 10 centimètres cubes. Il obtient dans ces conditions une dizaine de générations parthénogénétiques. Il utilise également le floculat stérilisé de cultures impures, des mélanges d'Algues monocellulaires, des émulsions de jaune d'œuf, etc. D'une façon constante, il observe une reproduction parthénogénétique plus ou moins abondante, la sexualité n'apparaît pas, même en faisant varier la température, en faisant agir l'inanition ou le confinement, ou en introduisant dans le milieu des produits de déchets stérilisés. En revanche, en introduisant des individus provenant de cet élevage dans des récipients non stériles ou qui ont récemment contenu une population de Daphnies en état de « crise sexuelle », l'auteur constate l'apparition de ♂ et d'éphippiés au bout de deux générations. Il conclut alors à l'influence de facteurs bactériens dans l'apparition de la sexualité. Cependant, il n'arrive pas à produire expérimentalement cette apparition en introduisant dans le milieu stérile différents mélanges d'Algues monocellulaires et de Bactéries ; il constate simplement que ces mélanges constituent la meilleure nourriture qu'il ait pu fournir et il obtient avec eux une trentaine de générations successives. Ces essais ne résolvent donc pas le problème si complexe du cycle reproducteur, mais ils marquent une étape importante dans le progrès des techniques d'élevage.

En 1931, le problème de l'élevage aseptique de Cladocères est abordé de nouveau par STUART C.-A., MAURITA MAC PHERSON and COOPER H. J. avec, comme matériel, *Moina macrocopa*. Au cours de longues recherches sur la reproduction des Cladocères, deux de ces auteurs avaient été amenés à envisager le rôle de la nourriture et, en particulier, le rôle des Bactéries absorbées avec les détritiques organiques. Cela les conduisait tout naturellement à entreprendre des élevages dans des conditions bactériologiquement définies. Ils donnent des détails très précis sur leur mode opératoire et, notamment, traitent longuement du procédé employé pour la stérilisation des souches. Le principe en est le même que dans les expériences de TREILLARD, c'est-à-dire qu'on procède par passages successifs et prolongés dans une série de récipients contenant un milieu stérilisé. Mais, pour ces passages, les auteurs ont renoncé à l'eau distillée qui donnait une mortalité élevée et ils utilisent finalement de l'eau d'étang. Les quatre premiers lavages sont effectués dans 500 centimètres cubes et durent chacun un quart d'heure. On agite

doucement en tournant pour bien mélanger. Ces opérations préliminaires débarrassent de la plus grosse partie des éléments de contamination. On porte ensuite les animaux, au nombre de 1 à 3 par récipient, dans des bouteilles bouchées au coton et contenant 150 centimètres cubes d'eau d'étang stérile. Au bout d'une heure, on passe dans une autre bouteille analogue, etc. D'après les auteurs, 10 passages semblables donnent une proportion de 40 o/o d'animaux stériles et 50 passages donnent une proportion de 80 à 90 o/o. Les jeunes ♀ âgées de 8 à 12 heures sont les mieux adaptées à ces manipulations ; plus jeunes, elles résisteraient moins ; plus âgées, elles seraient débarrassées beaucoup moins facilement des Bactéries.

La question des récipients est également examinée : avec certains verres, le pH monte considérablement pendant le passage à l'étuve : c'est là d'ailleurs un fait bien connu (voir également à ce sujet LWOFF, 1932). D'après STUART et ses collaborateurs, cette alcalinisation ne présente pas de grands inconvénients avec le Cladocère considéré ; mais, de toute façon, il est préférable que l'élevage ait lieu dans un milieu de pH voisin de 7. Il est donc bon d'utiliser des verres aussi peu solubles que possible.

Des tests de stérilité sont pratiqués après les passages pour apprécier l'efficacité de ces opérations. A la fin de chaque expérience, tous les tubes d'élevage sont l'objet d'une épreuve semblable.

Enfin on recherche également la présence des Bactéries anaérobies. Pour cela, les animaux sont introduits aseptiquement dans des tubes contenant du bouillon de veau recouvert d'huile de pétrole.

Les Bactéries révélées par ces tests dans un certain nombre de tubes sont ordinairement de type banal ; ce sont, pour la plupart, des formes de contamination des Cladocères lavés et leur présence n'est souvent décelable qu'au bout de plusieurs jours d'incubation.

D'une façon générale, on peut considérer que 77 o/o des animaux étaient stériles ; les auteurs ne tiennent compte dans leurs conclusions que des observations concernant ceux-ci. Ils font remarquer que ces tests n'excluent pas la présence éventuelle de Bactéries parasites, qui ne se développeraient pas en dehors des Cladocères vivants.

Notons que ces auteurs ne se préoccupent pas de préciser la composition chimique du milieu puisqu'ils utilisent comme solution de base des eaux de flaques ou de mares, des infusions ou bouillons.

Quant à la nourriture, elle est constituée uniquement par des suspensions bactériennes introduites vivantes ou préalablement tuées par différents procédés. Les conclusions de ces recherches sont les suivantes :

1° On observe que l'introduction de Bactéries tuées marque une légère amélioration par rapport au milieu aseptique, mais qu'en aucun cas on n'a pu obtenir plusieurs portées ou générations successives en donnant *uniquement* comme nourriture des Bactéries tuées par n'importe quel procédé. Cela est vrai même quand ces Bactéries ont été tuées à température assez basse (56° pendant une heure), c'est-à-dire dans des conditions qui, selon les auteurs, ne peuvent altérer beaucoup la nature de leurs protéines.

2° Certaines de ces Bactéries, données vivantes, constituent au contraire une bonne nourriture, permettant d'entretenir des élevages de *Moina macrocopa* pendant de nombreuses générations parthénogénétiques. *Bacillus coli mutabole* et *Aerobacter aerogenes* ont donné les résultats les plus favorables. D'autres formes, par contre, sont non seulement inutiles, mais mortelles, comme *Chromobacter violaceum* ou plus exactement les lignées pigmentées de cette Bactérie.

Des recherches analogues sont reprises par GELLIS et CLARKE (1935) avec *Daphnia magna*. Ils concluent que les substances dissoutes sont sans utilité pratique comme nourriture. Au contraire, les substances colloïdales, même les plus dispersées, sont nettement utilisées et permettent d'obtenir, en milieu stérile, une ponte parthénogénétique.

A peu près à la même époque d'autres expérimentateurs s'attachent à préciser les conditions chimiques les plus favorables pour la constitution des milieux d'élevage.

G. EV. HUTCHINSON (1933), étudiant l'influence du magnésium, essaie de constituer un milieu entièrement synthétique pour *Daphnia pulex* et *Daphnia magna* mais les résultats obtenus étant très peu encourageants, cet auteur revient au procédé ancien qui consiste à utiliser comme milieu de base l'eau de stations naturelles. Nous aurons d'ailleurs l'occasion de revenir sur les conclusions de ces recherches à propos de l'influence des alcalino-terreux.

J'avais commencé de mon côté, vers 1932-33, une série d'essais préliminaires visant à étudier le comportement de quelques Cladocères dans des solutions entièrement synthétiques.

Au cours de ces essais, j'avais constaté que, dans une solution constituée essentiellement par deux sels, CaCl^2 et MgCl^2 , en présence de très faibles quantités de sodium et de traces de potassium, *Moina brachiata* et *Daphnia pulex* ont un comportement normal, vivent presque aussi longtemps que dans un milieu naturel et se reproduisent parthénogénétiquement, à condition qu'on leur fournisse des substances nutritives convenables (PACAUD, 1933 a et b).

J'ajoutais à cette solution minérale de petites quantités d'un acide aminé et de lécithine. Les Cladocères se nourrissaient vraisemblablement en partie par l'assimilation directe d'une certaine proportion de ces substances et notamment de la lécithine qui se présente sous la forme d'une émulsion très dispersée. Mais ils utilisaient aussi sans nul doute les Bactéries qui se développaient dans ce milieu. Afin de préciser ce point et déjà convaincu par ces résultats préliminaires de la possibilité de réaliser des milieux d'élevage entièrement synthétiques, j'interrompis pendant quelques temps ces essais pour me familiariser avec les méthodes bactériologiques.

Quelque temps après (1935), un auteur polonais, K. PASSOWICZ, était amené de son côté à envisager la constitution d'un milieu synthétique, dans le but d'étudier l'influence du pH sur les Cladocères. L'espèce utilisée pour ses expériences est *Daphnia pulex*, forme typique. Le milieu répond à la formule suivante :

CaCl^2	0,33
$\text{So}^4\text{Mg}, 7\text{H}^2\text{O}$. . .	0,10
NaCl	0,08
KCl	0,00175
FeCl^3	traces
Eau distillée . . .	1.000

Cette solution a une réaction légèrement acide. Suivant les cas, l'auteur l'utilise directement ou après l'avoir diluée dans 3 ou 4 volumes d'eau distillée. Le pH est amené à la valeur désirée par addition de quelques gouttes de $\text{CO}^3\text{Na}^2 \frac{n}{100}$ ou d'une solution-tampon constituée par le mélange de deux phosphates alcalins. Les récipients sont stérilisés avant l'emploi.

Les élevages ont pu être entretenus sur ce milieu synthétique

pendant plusieurs mois. Comme nourriture, Passowicz utilise une culture de *Chlamydomonas*, obtenue sur milieu de Knop ou sur Agar-Knop et lavée plusieurs fois à l'eau distillée avant utilisation, afin d'éviter l'introduction d'électrolytes étrangers ⁽¹⁾.

Techniques personnelles.

Pour obtenir des conditions tout à fait bien définies, il faut évidemment se préoccuper à la fois de l'aspect bactériologique et de l'aspect chimique du problème qui nous intéresse. C'est dans cette intention que j'ai entrepris de réaliser des élevages de Cladocères en milieu synthétique et stérile. J'indiquerai brièvement le mode opératoire auquel je me suis arrêté.

Récipients d'élevage. — Les élevages sont effectués soit dans des tubes à culture droits d'une contenance variable, mais toujours supérieure à 30 centimètres cubes, soit dans des fioles à col étroit, d'une capacité de 50 centimètres cubes environ. Un certain nombre de ces récipients sont en verre pyrex ; d'autres, de même forme et même grandeur, mais en verre ordinaire, sont destinés à installer des élevages témoins.

Préparation des milieux. — Les milieux de culture sont constitués par des solutions de divers sels purs dans l'eau bidistillée. Cette dernière est préparée au laboratoire dans un appareil en pyrex à réfrigérant de quartz puis recueillie et conservée dans des récipients en pyrex. Les produits chimiques utilisés sont soit des produits KULMANN spécialement purifiés « pour pH », soit des produits Kalbaum.

J'ai utilisé différents milieux, dont les uns, destinés à rechercher l'influence d'un ion déterminé, sont volontairement non équilibrés, et dont les autres s'inspirent au contraire de formules équilibrées connues :

a) Pour étudier le comportement de *Daphnia pulex* dans un

(1) Dans des recherches plus récentes, Passowicz (1936), continuant dans la même voie, a utilisé ce milieu pour essayer d'élever d'autres Cladocères : *Daphnia magna*, *Simocephalus vetulus* et *Chydorus sphaericus* ainsi qu'un autre organisme d'eau douce : *Pelmatohydra oligactis* Pall. Il obtient, en ce qui concerne les Cladocères, 5 à 6 générations successives.

milieu pauvre en calcium, j'ai employé la solution non équilibrée suivante :

PO^4HNa^2 , $2\text{H}^2\text{O}$	0,08
$\text{PO}^4\text{H}^2\text{K}$, H^2O	0,02
CaCl^2	0,005
SO^4Mg , H^2O	0,003
Fe^3Cl^6	traces
Eau bidistillée.	1000

Les résultats obtenus avec ce milieu seront exposés en détail ultérieurement.

b) Pour des élevages prolongés, j'ai utilisé le milieu synthétique de PASSOWICZ qui m'a donné de très bons résultats.

c) Enfin j'ai constitué encore le milieu suivant pour l'élevage des Daphnies :

$(\text{NO}^3)^2\text{Ca}$	0,125
SO^4Mg	0,025
PO^4HK^2	0,050
Fe^3Cl^6	traces
Eau bidistillée.	1000

On ajoute goutte à goutte un mélange-tampon constitué par CO^3Na^2 à 1/100 + HCl jusqu'à obtention du $\text{pH} = 7,5$. Pour la constitution de cette solution je me suis inspiré, du moins quant aux proportions relatives des différents sels, d'une formule préconisée pour l'élevage des Rotifères (RYLOV, 1935, p. 39). D'autre part c'est un excellent milieu pour les Algues du nannoplankton qui servent de nourriture aux Cladocères. Il permet par suite d'obtenir des élevages en masse. Je l'ai utilisé en particulier pour élever *Daphnia magna*.

Stérilisation des vases et des milieux. — Toute la verrerie est passée d'abord à vide au four Pasteur. Puis les récipients contenant les milieux et bouchés au coton sont stérilisés soit à l'autoclave, soit par tyndallisation, ce dernier procédé étant employé pour les mélanges susceptibles de précipiter à température élevée.

Cladocères utilisés. Séparation des souches. — J'ai élevé dans des milieux synthétiques les espèces suivantes : *Daphnia pulex*,

Daphnia magna, *Moina brachiata*, *Simocephalus vetulus* ⁽¹⁾.

La séparation des souches est réalisée selon la technique de C. A. STUART et de ses collaborateurs. Les premiers passages sont effectués dans des fioles de 200 centimètres cubes bouchées au coton et contenant de l'eau de mare stérile. Le nombre de ces passages varie selon que l'on veut obtenir une stérilisation plus ou moins parfaite de la souche. Les cinq dernières fioles sont en pyrex et contiennent 200 centimètres cubes de la solution synthétique stérilisée qui servira de milieu d'élevage. Un calcul très simple montre que chaque passage étant effectué dans 200 centimètres cubes de liquide et la quantité de liquide transportée avec chaque Daphnie étant inférieure à 1 centimètre cube, il ne reste déjà plus que des traces absolument négligeables du milieu primitif après le cinquième passage. Je fais passer en général une Daphnie seulement par série de flacons, en opérant avec trois séries de flacons à la fois. Ces opérations sont effectuées naturellement à la pipette.

Remarque. — Pour se procurer les jeunes Daphnies de 8 à 12 heures qui doivent être soumises aux passages, on sépare dans des tubes d'élevage, quelques ♀ parthénogénétiques ayant des embryons déjà avancés dans la poche incubatrice ; on constate qu'il y a avantage, pour avoir finalement une plus forte proportion d'animaux stériles, à laver déjà grossièrement ces mères elles-mêmes par quelques passages dans de l'eau de mare stérile ; on les transporte ensuite dans un tube d'élevage, également stérilisé, où se produit l'évacuation des jeunes. De cette façon, ceux-ci sont libérés dans un milieu contenant déjà très peu de Bactéries et la proportion de jeunes stériles obtenue ensuite pour un nombre déterminé de passages est sensiblement augmentée.

Nourriture. — Je donne comme nourriture d'une façon générale de petits Flagellés obtenus eux-mêmes en culture pure sur milieu synthétique. L'un de ceux dont l'utilisation présente le plus d'avantages à différents points de vue est sans nul doute *Chlamydomonas*

(1) J'ai procédé également à l'élevage de *Daphnia longispina*, *Scapholeberis mucronata*, *Chydorus sphaericus*, *Peracantha truncata* dans différents milieux naturels en m'inspirant surtout des indications de NAUMANN et de WAGLER.

aglæformis. On en obtient des cultures très riches sur le milieu synthétique suivant ⁽¹⁾ dû à Lwoff :

Chlorure de potassium	0,25
Phosphate acide de sodium.	0,25
Sulfate de magnésium	0,25
Acétate de sodium	2
Asparagine	2
Perchlorure de fer	0,005
Eau bidistillée.	1000
Soude q. s. pour pH7.	

J'ai utilisé également un *Gonium* (*Gonium pectorale*).

Introduction de la nourriture dans les fioles d'élevage. — On opère de la façon suivante : a) 2 centimètres cubes d'une culture riche du protiste utilisé sont prélevés aseptiquement et dilués dans 20 centimètres cubes du milieu synthétique stérile servant à l'élevage des Cladocères.

b) On centrifuge cette suspension après agitation et obtention d'un mélange homogène.

c) Le liquide surnageant est retiré toujours aseptiquement et remplacé par 10 nouveaux centimètres cubes du milieu d'élevage.

d) Après nouvelle homogénéisation, la suspension nutritive aspirée dans un flacon distributeur est portée dans les tubes d'élevage à raison de deux à trois gouttes par tube suivant la richesse de la culture utilisée.

Dispositif d'élevage. — Dans chaque fiole ou chacun des tubes d'élevage, on introduit 15 centimètres cubes de la solution synthétique ; on ferme par un tampon de coton, recouvert à son tour d'un tube de verre renversé formant capuchon. L'élevage est toujours maintenu à 18° dans une salle bien éclairée.

A l'origine, les jeunes Daphnies, séparées après les derniers passages, sont portées à la pipette dans les vases d'élevage où l'on a préalablement introduit deux gouttes de la suspension nutritive. Tous les deux ou trois jours, on repique dans de nouveaux tubes contenant le même milieu. Quand le milieu est favorable, les Daphnies grandissent et il se produit une première évacuation de

⁽¹⁾ Ce Flagellé m'a été fourni très aimablement, ainsi que la formule du milieu de culture, par M. Lwoff lui-même.

jeunes que l'on repique dans des tubes neufs riches en nourriture à raison d'un jeune par tube. Les mères sont transportées sur le milieu approprié pour test bactériologique. Les opérations continuent ainsi pendant toute la durée de l'élevage ; après l'expérience, on effectue sur le contenu de chaque tube une mesure de pH.

Observations et résultats généraux concernant ces élevages.

On verra au chapitre relatif à l'influence des alcalino-terreux les résultats de l'élevage en milieu pauvre en calcium (milieu *a*)).

Avec le milieu *c*) contenant du nitrate de calcium, j'ai obtenu des élevages de *Daphnia magna* extrêmement florissants en ensemençant le milieu avec des *Chlamydomonas* ou des *Gonium* de petite taille. Les Daphnies atteignent une taille normale et la reproduction parthénogénétique est très active (20 à 30 œufs par ponte), à condition de procéder à des repiquages fréquents pour éviter l'accumulation des animaux (fig. 27).

La conclusion générale de ces élevages est que les espèces étudiées ci-dessus s'accommodent de milieux synthétiques de composition très variée, pourvu cependant que la concentration totale des sels reste comprise entre certaines limites, comme NAUMANN l'indiquait déjà. Une concentration totale comprise approximativement entre 0,05 et 0,01 0/0 m'a paru particulièrement favorable pour les *Daphnia* et les *Moina* considérées.

En dehors de cette condition, le succès des élevages dépend encore des précautions suivantes :

1° Fournir une nourriture appropriée, constituée par des Algues très petites et provenant d'une culture florissante. Il paraît y avoir intérêt à changer de temps en temps l'espèce d'Algue utilisée ou à donner des mélanges. Cependant un même *Chlamydomonas* peut permettre l'entretien d'une souche pendant de nombreuses générations.

2° Eviter au moment du repiquage un changement brutal de pH. Les jeunes individus, même chez les espèces capables de vivre indifféremment en présence de pH très acides ou fortement alcalins, supportent mal une variation très brusque de ce facteur du milieu.

3° Eviter l'accumulation des individus dans un volume d'eau restreint.

4° Eviter une contamination du milieu par des Champignons ou des Bactéries parasites. Cette circonstance est certainement la cause de nombreux échecs dans les élevages ; d'où l'importance des précautions bactériologiques, même lorsqu'on ne poursuit pas des recherches relatives aux conditions de nutrition des Cladocères.



Fig. 27. — Elevage de *Daphnia magna* Strauss
(Dessins exécutés d'après des microphotos d'animaux vivants).

- I. — ♀ provenant d'un élevage entretenu dans le milieu traditionnel à base de fumier de cheval. — Petite taille, aspect peu florissant. $\times 11$.
- II. — ♀ de la même souche que la précédente, mais née et élevée en milieu synthétique de formule c. 1^{re} génération : plus grande taille, aspect florissant, nombreux jeunes. $\times 10$.
- III. — Jeune ♀, fille de la précédente. 2^e génération élevée en milieu synthétique. Plus grande taille, aspect florissant, œufs parthénogénétiques très nombreux.

En procédant comme les auteurs américains, j'ai pu effectivement réaliser un élevage de *Daphnia pulex* en milieu stérile et obtenir plusieurs générations successives en donnant uniquement comme nourriture *Chlamydomonas aglaeformis* en culture pure. Le nombre de jeunes par ponte était assez réduit, mais ils étaient très vigoureux. On n'observa pas l'apparition de mâles.

Cependant, dans la plupart de mes élevages, j'ai effectué seulement une vingtaine de passages pour séparer la souche. Dans ces conditions, on n'obtient pas une stérilisation rigoureuse des animaux, mais les Bactéries du milieu primitif sont pratiquement éliminées. On évite ensuite par des repiquages très fréquents que les Bactéries transportées, éventuellement par les animaux aient le temps de se multiplier et de modifier notablement le milieu. Le contrôle bactériologique est effectué selon les indications de STUART et de ses collaborateurs et doit donner lieu, par conséquent, aux mêmes réserves en ce qui concerne l'existence éventuelle de Bactéries parasites.

DEUXIÈME PARTIE

ÉTUDE SPÉCIALE DE L'INFLUENCE DE QUELQUES FACTEURS DU MILIEU

CHAPITRE I

INFLUENCE DU pH

La mesure du pH du milieu est actuellement d'une pratique constante dans les recherches relatives à l'écologie d'organismes aquatiques. La méthode utilisée couramment en Limnologie est d'un emploi fort simple ; aussi a-t-il été facile de rassembler une multitude d'observations. Mais l'interprétation de celles-ci pose des problèmes complexes.

Alors que la question a été fort bien étudiée pour les milieux marins, il est certain que, dans bien des cas, les limnologues n'ont pas tiré de leurs mesures de pH toutes les indications écologiques qu'il devrait être possible d'en déduire.

Après avoir été considéré, pendant quelque temps, comme un facteur écologique d'une importance exceptionnelle, le pH a été relégué, depuis ces dernières années, tout à fait au second plan par beaucoup des observations s'intéressant aux questions de répartition. Il est, certes, bien démontré qu'un très grand nombre d'organismes d'eau douce sont capables de vivre entre des limites de pH extrêmement larges. Cependant, si l'on examine les faits plus en détail, dans le cas des Cladocères par exemple, il semble que les diverses formes aient des exigences notablement différentes. C'est ainsi que *Holopedium gibberum* paraît exiger des valeurs du pH s'écartant peu de la neutralité (THIENEMANN, 1926 ; DECKSBACH, 1928 et 1931 ; TAUSON, 1932) tandis que d'autres

espèces, qualifiées fréquemment « d'acidophiles », comme *Streblocerus serricaudatus*, *Scapholeberis microcephala*, *Chydorus ovalis* etc., sont étroitement localisées dans des stations naturelles à réaction très acide. Inversement, d'autres Cladocères semblent s'accommoder fort mal des pH acides au-dessous de $pH = 6$; il en serait ainsi notamment pour plusieurs espèces des genres *Daphnia* et *Ceriodaphnia*. Enfin, d'après d'autres indications (NAUMANN, 1929 *a* et *b*) une alcalinisation trop accentuée du milieu serait également défavorable à plusieurs formes. On voit donc que cette question mérite d'être examinée avec soin pour chaque cas particulier.

	Polytype	Mesotype	Oligotype
T°		—	
O ₂	—		
N + P		—	—
Humus	—	—	—
pH		—	
Ca O			—

Fig. 28. — Répartition de *Holopedium gibberum* en fonction des facteurs physico-chimiques du milieu (d'après A. THIENEMANN, 1926).

J'ai recueilli à ce sujet un certain nombre d'observations. Avant de les exposer en les rapprochant des indications bibliographiques, il ne me paraît pas inutile de rappeler quelques notions fondamentales concernant l'interprétation des données fournies par les mesures de pH dans les eaux douces.

I. — Technique de mesure.

Les mesures sont effectuées par la méthode colorimétrique, la seule qui soit, pour l'instant, commodément utilisable pour le travail dans la nature. D'ailleurs, l'approximation obtenue par ce procédé, variant entre $\pm 0,01$ et $\pm 0,02$ suivant les régions de l'échelle du pH, peut être considérée comme tout à fait suffisante pour les besoins courants de la limnologie. J'ai utilisé l'échelle colorimé-

trique de la maison Prolabo, dont les étalons sont constitués par des solutions minérales stables, les indicateurs étant le rouge de méthyle, le rouge de phénol, le bleu de bromothymol et le bleu de thymol. Par ailleurs, j'ai pu confronter très souvent les résultats obtenus par ce procédé avec ceux de mon collègue LEFÈVRE qui utilisait le comparateur à disques de verre colorés de Hellige. Les résultats ont toujours montré une concordance satisfaisante.

II. — Interprétation des données recueillies.

L'interprétation des mesures de pH dans les stations naturelles, en vue d'étudier l'influence de ce facteur du point de vue écologique est souvent difficile.

Dans les milieux marins, on a montré que les variations du pH sont essentiellement liées à l'équilibre acide carbonique-bicarbonates-carbonates, les autres acides faibles ne jouant qu'un rôle négligeable. Le résultat d'une mesure de pH en eau de mer a donc une signification précise, susceptible d'une interprétation immédiate.

Les choses se présentent, au premier abord, assez différemment dans les eaux douces. Dans les grands lacs à eau claire, on peut encore considérer que les variations du pH sont uniquement sous la dépendance de l'acide carbonique et de ses composés (JUDAY, BIRGE and MELOCHE, 1935). Il en est de même, pratiquement, dans une multitude d'étangs, mares ou bassins à la fois peu pollués par des excréments animaux et pauvres en débris humiques. Selon le volume de l'eau, l'activité plus ou moins grande de l'assimilation chlorophyllienne et des fermentations, la nature du sol sous-jacent, etc., les stations de cette nature peuvent montrer des variations de pH annuelles et diurnes d'amplitude fort variable, parfois très considérable lorsque le volume d'eau est petit et la réserve en sels dissous très faible.

Par contre, dans des mares très polluées, fortement eutrophes, comme le sont beaucoup des stations qui seront étudiées ici, la teneur en certaines autres combinaisons d'acides faibles, telles que les phosphates et les nitrites, peut devenir si importante que leur rôle dans la régulation du pH n'est plus négligeable. Il peut alors se produire deux cas : 1° L'équilibre acide carbonique-bicarbonates-carbonates reste encore prépondérant ; ce cas est certainement de

beaucoup le plus fréquent. De telles stations présentent des variations diurnes du pH plus ou moins amples, pouvant aller par exemple de 0,2 à une unité ou même plus ; mais, en général, ces oscillations ont lieu dans la zone alcaline, la valeur la plus basse de la journée restant nettement au-dessus de 7 (7,2-7,3 et souvent beaucoup plus : 7,7 dans la Fosse à Buret, été 1934 ; 8,45 dans le Petit Bassin Périgois, été 1935). Le maximum diurne peut être très élevé, dépasser 9 en présence d'une assimilation chlorophyllienne extrêmement intense (grande abondance d'Algues du nannoplancton) arrivant à consommer non seulement tout l'acide carbonique libre, mais encore celui des bicarbonates et même une partie de celui des carbonates (voir MAUCHA, 1927 ; JUDAY BIRGE, and MELOCHE, 1935). Enfin, dans certains cas, on peut constater une nette prédominance de l'influence des sels d'autres acides faibles, tels que nitrites ou phosphates, présents en quantité considérable ; mais un semblable état de choses est peu fréquent et généralement de courte durée.

D'autre part, dans les eaux contenant des quantités plus ou moins importantes de substances humiques, la question de savoir quels sont les facteurs déterminants du pH se présente sous un aspect particulièrement complexe (HARNISCH, 1929). Les « substances humiques » sont loin d'être toutes exactement connues au point de vue chimique. Cependant on a séparé, en utilisant des différences de solubilité dans l'eau et dans l'alcool, des groupes de composés humiques à fonction acide tel que l'acide humique au sens strict, l'acide hymatomélanique, les acides fulviques. Ces derniers sont solubles dans l'eau et lui communiquent une couleur jaune d'or ; les deux premiers par contre sont insolubles, mais se présentent en général sous une forme très dispersée pouvant donner avec l'eau des suspensions colloïdales. Les acides fulviques contribuent certainement à la régulation du pH dans les stations où ils existent en quantité assez notable. D'autre part, l'acide carbonique est naturellement toujours présent et parfois en très grande quantité ; il joue, ici encore, un rôle très important dans l'établissement de l'acidité, au moins jusqu'à $pH = 5$. Pour les pH plus acides, rencontrés dans les « Hochmoore » ou dans certains lacs fortement dystrophes, la question se complique. En effet, dans ces stations, les substances humiques existent surtout sous des formes non solubles, mais seulement plus ou moins dispersibles ; dans ces condi-

tions, on a invoqué l'action d'un grand nombre d'autres acides, minéraux et organiques, présents en petite quantité dans les tourbières et l'on a mis en cause également les sels ferreux ; de toute façon, l'acidité de ces différents composés ne peut avoir une influence notable que dans des eaux très pauvres en sels et, de ce fait, non tamponnées.

Ces quelques considérations très-générales ne peuvent certainement montrer encore toute la complexité des problèmes posés par le pH dans les différentes catégories de stations qui nous intéressent. Mais elles permettent, en tous cas, de se rendre compte que dans les eaux douces, un même pH peut correspondre à des compositions chimiques et à des conditions écologiques très différentes.

Aussi est-il impossible, surtout si l'on s'occupe de petites mares polluées ou de tourbières, d'interpréter correctement une mesure de pH sans posséder un minimum de données sur la constitution chimique du milieu envisagé (dosage du CO_2 libre et des bicarbonates, des phosphates, des nitrites, appréciation au moins approximative de la teneur en matières humiques).

Pour ce que nous étudions spécialement ici, on sait d'ailleurs que la teneur en acide carbonique d'une part, la teneur en substances humiques d'autre part sont par elles-mêmes à des titres différents des facteurs de grande importance pour l'écologie de Entomotrachés. L'état colloïdal sous lequel se présentent une grande partie de ces dernières substances leur confère, en effet, diverses propriétés fort importantes du point de vue biologique.

Les données d'observation relatives au pH ont donc été disposées dans deux tableaux distincts (Tableaux I et II), le second se rapportant spécialement à des eaux humiques. Les stations explorées sont classées d'après leur pH ou plus exactement *d'après les limites entre lesquelles varie ordinairement celui-ci*. Ainsi, (Tableau I), j'ai observé *Sida crystallina* dans trois stations où le pH variait approximativement entre 6,5 et 7, dans 4 où il variait entre 7 et 7,5, etc. Enfin, il est important de rappeler que ces stations appartiennent aux types les plus divers : lacs de montagnes granitiques, tourbières, étangs de plaine, flaques de forêt, mares de village, abreuvoirs de ferme, viviers, bassins d'horticulteurs. Cette diversité même confère aux données ainsi recueillies un plus grand intérêt documentaire. Pour certaines espèces, les tableaux donnent, je crois, une idée assez exacte de leur distribution telle qu'on peut l'observer

dans les conditions naturelles ordinairement rencontrées en France. Il est intéressant de noter la zone de plus grande fréquence pour chacune des espèces. Quant aux pH les plus acides ou les plus alcalins observés dans les stations de chaque Cladocère, ils n'ont évidemment pas la signification de « limites », ils attestent simplement qu'au moins dans l'intervalle qui les sépare le Cladocère considéré peut parfaitement vivre et se reproduire. Parfois le nombre d'observations est trop restreint pour permettre des conclusions de caractère général, mais on peut cependant faire, même dans ces cas, quelques remarques de détail.

J'exposerai ci-dessous quelques considérations relatives aux données figurant dans ces tableaux.

III. — Observations personnelles. Considérations relatives aux données contenues dans les Tableaux I et II.

1. *Diaphanosoma brachyurum*. — J'ai trouvé cette espèce en abondance aussi bien dans des eaux alcalines ($pH = 8,5$, domaine des Etangs, en Brenne) que dans eaux tourbeuses fortement acides (Lac tourbeux d'Estivadou à Besse-en-Chandesse, voir tableau II). HARNISCH (1929) la range, avec *Bosmina longirostris* et *Sida crystallina*, parmi les Cladocères que l'on peut rencontrer dans les tourbières et même parfois jusque dans les « Hochmoore » particulièrement acides. HUBAULT (1932) et KRASNODEBSKI (1937) la trouvent également dans des lacs acides. On voit dans quelles larges limites peut vivre cette forme que l'on a indiquée comme assez rare en France « habitant surtout les grands lacs » (Cladocères, Faune de France de RÉMY PERRIER, 1929) et qui, en réalité, se rencontre très fréquemment dans les petits lacs et les étangs de toutes dimensions, eutrophes ou dystrophes, sur tout notre territoire. Notons en passant qu'à l'Estivadou, en août 1937, j'ai trouvé ce Cladocère en état de reproduction sexuée, avec grande abondance de ♂ et de ♀ éphippiales, dans une flaque tourbeuse de $pH = 5,1$ en compagnie d'*Acantholeberis curvirostris*, *Ceriodaphnia quadrangula* et *Streblocerus serricaudatus*.

2. *Daphnia pulex* forme typique. — Les observations relatives à cette espèce ont été particulièrement nombreuses. Je m'arrêterai

TABLEAU I

*Distribution des stations de différents Cladocères
selon les valeurs du pH.*

A. Stations pauvres en substances humiques.

Valeurs du pH Stations	5	5,5	6	6,5	7	7,5	8	8,5	9	9,5	10
	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑
Stations de <i>SidacrySTALLINA</i>	.	.	.	1	3	4	3	1			
Stations de <i>Diaphanosoma brachyurum</i>	.	.	.	.	.	3	1	1			
Stations de <i>Daphnia pulex</i> f. typique	.	1	1	3	10	18	14	8	1	1	1
Stations de <i>Daphnia pulex</i> <i>cristata</i>	.	.	.	2	1						
Stations de <i>Daphnia longispina</i> typica	.	.	.	4	2	11	5	1			
Stations de <i>Simocephalus vetulus</i>	.	.	1	6	10	15	16	6	2	2	
Stations de <i>Simocephalus serrulatus</i>	.	.	.	.	2	1					
Stations de <i>Ceriodaphnia reticulata</i>	.	.	.	.	2	4	1				
Stations de <i>Ceriodaphnia megops</i>	.	.	.	.	2	8	9	6	2		
Stations de <i>Ceriodaphnia pulchella</i>	.	1	2	3	1	6	2				
Stations de <i>Ceriodaphnia rotunda</i>	.	.	.	4	6	3					
Stations de <i>Scapholeberis mucronata</i>	.	.	.	3	3	8	4	3			
Stations de <i>Moina brachialata</i>	.	.	.	.	.	6	12	4	1		
Stations de <i>Eurycercus la- mellatus</i>	.	.	.	.	3	4	7	5	2		
Stations de <i>Acroperus harpae</i>	.	.	.	.	.	4	2	3	1		
Stations de <i>Camptocercus rectirostris</i>	.	.	.	.	1		2				
Stations de <i>Alona affinis</i>	.	.	.	.	5	3	8	2			
Stations de <i>Peracantha truncata</i>	.	.	.	.	3	1	2	1			
Stations de <i>Pleuroxus tri- gonellus</i>	.	.	.	.	1	6	2				
Stations de <i>Chydorus sphaericus</i>	.	.	2	4	6	10	11	5	2	1	1
Stations de <i>Bosmina lon- girostris typica</i>	.	.	.	.	.	2	2				
Stations de <i>Bosmina lon- girostris cornuta</i>	.	.	.	.	.	1	2		2	1	
Stations de <i>Macrothrix laticornis</i>	.	.	.	.	1		1				
Stations de <i>Macrothrix hirsuticornis</i>	.	.	.	.	1	1					

donc quelque peu sur la discussion de leurs résultats d'autant plus que beaucoup d'incertitudes et de contradictions subsistent sur ce point dans la bibliographie.

Différents auteurs attribuent à *Daphnia pulex* (considérée en général, sans précision de variété) la faculté de prospérer normalement dans des limites de pH extrêmement larges (voir notamment NAUMANN, 1929 *b*). D'autres, par contre, concluent que cette espèce est inapte à vivre en présence d'un pH inférieur à une certaine valeur (6,5 pour STRÖM, 1926 ; 5,7-5,8 pour TAUSON, 1931). L'opinion de STRÖM ne saurait certainement être retenue. Quant aux conclusions de TAUSON, elles ont été révisées par PASSOWICZ, avec une méthode expérimentale plus précise, dans un travail déjà cité (1935). Ce dernier auteur constate seulement une influence assez légèrement défavorable du pH 5,7, influence se manifestant par un ralentissement du rythme des pontes ; ainsi la reproduction parthénogénétique persiste ; elle est seulement moins florissante. Dans un article plus récent, PASSOWICZ (1938 *a*) revient à nouveau sur cette question et signale qu'il a observé des populations de *Daphnia pulex* dans des flaques présentant en permanence un pH fortement acide (variant de 5,1 à 5,9) et ayant un caractère dystrophe incontestable.

Les données figurant dans les tableaux I et II montrent que *Daphnia pulex* peut effectivement vivre et se maintenir de façon durable dans des eaux naturelles fort acides, dystrophes ou non. Quelques détails relatifs à ces observations le montreront mieux encore.

Nous prendrons d'abord comme exemple une eau pratiquement exempte de matières humiques.

C'est à une station de ce genre, une petite flaque à eau limpide sur le plateau d'Aumar (Hautes-Pyrénées), que se rapporte l'observation figurant dans le tableau I et indiquant la présence de *Daphnia pulex* dans un milieu dont le pH varie entre 4,9 et 5,5. En réalité (l'observation a été faite fin juillet et début d'août 1935) le pH de la flaque oscillait de 5 à 5,2 avec des variations plus amples, mais de très courte durée, jusqu'à 5,6 (maximum 5,65 le 31 juillet). L'état de la population de *Daphnia pulex* lors de ma première visite prouvait une installation déjà ancienne, remontant à deux générations au moins. La reproduction sexuée coexistait avec une reproduction parthénogénétique réduite (2 ou 3 œufs dans

les poches incubatrices). Rien ne conduisait d'ailleurs à attribuer cette reproduction réduite à l'influence du pH ; une pénurie de nourriture, aisée à constater, suffisait à l'expliquer. De toute façon, cette reproduction assurait le maintien et même un léger accroissement de la population. Il apparaît donc que *Daphnia pulex* peut se maintenir dans des stations très acides, en présence de pH bien inférieurs à ceux dont PASSOWICZ étudiait l'action dans son travail expérimental (1935), inférieurs même à ceux que cet auteur a pu observer dans les stations naturelles de la Daphnie considérée.

Mais l'influence propre du pH étant ainsi écartée, peut-on envisager d'autre part, comme HARNISCH semblait le penser (1925) une action nocive de certaines substances humiques ? L'observation de PASSOWICZ rapportée ci-dessus semble prouver l'inexistence d'une telle action. De même K. BERG (1931) a récolté *Daphnia pulex* dans des eaux tourbeuses. PASSOWICZ conclut que cette espèce peut parfaitement habiter des eaux nettement dystrophes, à la seule condition d'y trouver les éléments nutritifs convenables.

Cette opinion paraît très soutenable, mais la question mérite, me semble-t-il, d'être approfondie. PASSOWICZ constate la présence de bétail au pacage aux environs de la flaque tourbeuse qu'il observe. Il établit (en se basant sur les remarques de différents auteurs) un rapport entre cette présence et l'existence de *Daphnia pulex*. Mais un point reste à élucider. Dans les régions que j'ai explorées, la présence de *Daphnia pulex* dans les mares polluées par le bétail et non dystrophes semble quasi-constante, tandis qu'elle est beaucoup moins fréquente dans les flaques tourbeuses, même peu acides, également situées au milieu de pacages. J'ai cherché en vain cette Daphnie dans diverses flaques de tourbières de la région d'Orédon (Hautes-Pyrénées) et dans celles des environs de Besse-en-Chandesse, en Auvergne. Pourtant la plupart de ces flaques ont un pH supérieur à 5 et on peut voir de nombreux troupeaux aux abords de certaines d'entre elles qui, en fait, manifestent, par leur pouvoir réducteur vis-à-vis du permanganate en milieu alcalin, une grande richesse en matières organiques. Dans la bibliographie, on trouve d'ailleurs de nombreuses observations concernant des stations de cette catégorie où l'on ne signale pas *Daphnia pulex*. J'ai récolté seulement quatre fois cette espèce dans des eaux dystrophes. J'en citerai ci-dessous un exemple.

Depuis plusieurs années, je suis l'évolution d'une flaque dystrophe auprès de l'Etang des Ecrevisses, à Chaville. L'eau est fortement polluée et riche en phosphates. Le pH, du début du printemps à la fin de l'automne, se maintient entre 5,5 et 5,8. Au printemps apparaissent régulièrement de belles *Daphnia pulex* forme typique, se multipliant très activement par parthénogénèse; bientôt on a une population extrêmement dense qui se perpétue jusqu'à la fin de décembre avec des périodes de reproduction sexuée n'interrompant jamais complètement la reproduction parthénogénétique; on trouve toujours 3 ou 4 œufs dans les poches incubatrices. Cet état de choses est très stable jusqu'en automne. Dans la pleine période hivernale, on constate une augmentation importante de la teneur en matières humiques, l'eau se colore plus intensément, le pH s'abaisse jusqu'à 4,4-4,2. *Daphnia pulex* disparaît alors pour reparaitre en avril-mai lorsque le pH remonte au-dessus de 5,3-5,5. Cette disparition saisonnière est-elle directement liée à l'abaissement du pH? On pourrait le penser si elle se produisait seulement quand ce dernier atteint des valeurs très nettement inférieures à 5. Mais elle survient en général bien avant. D'autre part, elle ne s'explique pas davantage par les variations du pouvoir réducteur de l'eau vis-à-vis du permanganate: étant donné l'environnement de la flaque, de nombreuses sources de matières organiques existent en effet aussi bien en hiver qu'en été. Par contre, la disparition de la Daphnie est en rapport étroit avec l'augmentation de la teneur en matières humiques.

On peut évidemment supposer que certaines substances humiques jouissent vis-à-vis de cette espèce d'un pouvoir toxique direct. Mais on doit avant tout envisager la possibilité d'une précipitation, d'une adsorption, d'une « dénaturation » de certains éléments nutritifs par les acides humiques dissous ou en suspension colloïdale. Il y a là certainement un problème à élucider par des recherches expérimentales. Ce que je puis dire par ailleurs, c'est que, dans la flaque de Chaville envisagée ci-dessus, la teneur en composés du fer augmentait beaucoup pendant l'hiver; or on connaît les propriétés dénaturantes de ces composés vis-à-vis du détritus organique qui constitue l'essentiel de la nourriture des Cladocères dans des flaques de ce genre. On peut certainement retenir, de toute façon, c'est que beaucoup de milieux où prédominent des composés humiques se montrent peu favorables à *Daphnia pulex*,

même lorsque le pH est peu acide et que l'on constate l'introduction d'abondants matériaux nutritifs dans la station.

Un certain nombre de mes observations se rapportent à d'autres variétés de cette même espèce, telles que, par exemple, la forme *obtusa* Kurz et la forme *cristata* Rammner. Je n'ai rien de très particulier à dire ici à propos de la première. WAGLER (1937) la considère, d'accord en cela semble-t-il avec différents auteurs, comme une variété habitant surtout les eaux acides. Les populations de *Daphnia pulex* répondant nettement au type *obtusa-obtusa* (LITYNSKI, 1913) que j'ai eu l'occasion d'observer habitaient en effet d'une façon constante dans des stations plus ou moins acides, mais non dystrophes.

Quant à la forme *Daphnia pulex cristata* Rammner, je ne l'ai trouvée que dans deux stations, aux environs de Rambouillet (A. PACAUD, 1937), où l'eau avait également une réaction légèrement acide et contenait beaucoup de débris végétaux, sans cependant présenter un caractère dystrophe.

3. *Daphnia magna*. — Je n'ai trouvé cette espèce, que dans quelques bassins à réaction alcaline, de pH 7,3 à 8,2 ; NAUMANN (1925 b) la considère comme pouvant supporter des variations de pH assez larges, allant au moins de pH = 6 à pH = 8. Mais d'autre part, HARNISCH (1929), la compte parmi les Daphnies pour lesquelles l'eau des Hoochmore est toxique. Personnellement, je ne l'ai jamais récoltée dans une tourbière typique.

4. *Daphnia longispina*. — Les exemplaires de cette espèce que j'ai eu l'occasion de récolter s'apparentent aux formes *typica* et *litoralis*.

D'après les travaux de SKADOWSKY et de son école (1924-1926), cette *Daphnie* s'accommoderait mal d'un pH inférieur à 6 ; KRASNODEBSKI (1937) la récolte cependant dans des lacs nettement dystrophes où le pH variait de 5,6 à 6,3 ; mais cette observation n'est peut-être pas en contradiction avec ce qui précède, car la *Daphnie* pouvait se trouver exclusivement dans les régions les moins acides de ces lacs, régions ayant un pH compris entre 6 et 6,3. De même, HUBAULT (1932) trouve cette espèce (formes *typica* et *litoralis*) dans le lac tourbeux de Lispach, où le pH se maintient aux environs de 6 ou nettement au-dessus dans les régions superficielles de l'eau libre. En ce

qui me concerne, j'ai également observé ce Cladocère dans des flaques riches en substances végétales (ex. : le Trou aux Loups et la Bonne Mare à Greffiers près de Rambouillet). Cette dernière station était la plus acide; le pH s'y maintenait très régulièrement en surface aux environs de 6 (5,9 à 6,1); or, dans cette mare, *Daphnia longispina* était représentée par des individus parthénogénétiques petits, peu florissants et peu nombreux. La même espèce pullulait par contre dans le Trou aux Loups, situé à quelques pas de là et présentant un pH nettement plus élevé (6,6-6,8). Dans les tourbières de Besse-en-Chandesse, de même, je n'ai trouvé *Daphnia longispina* que dans une flaque de pH 6,9, à Bargerès. Il me semble donc possible d'admettre, avec SKADOWSKY, que cette espèce s'accommode mal des milieux très acides. Cependant il y aurait lieu, pour se faire sur ce point une opinion définitive, de reprendre systématiquement des essais expérimentaux en utilisant la méthode des élevages en milieu défini.

Par ailleurs, j'indiquerai que j'ai trouvé également cette *Daphnie* dans des stations assez fortement alcalines où le pH variait entre 7,7 et 8,3 (Domaine des Etangs, sept. 1934).

5. *Simocephalus vetulus*. — J'ai observé très souvent ce Cladocère en présence de pH très fortement alcalins, à condition que l'eau reste claire, ne s'enrichisse pas trop en particules en suspension. Par contre, il m'a paru devenir beaucoup moins fréquent dès qu'on va vers des pH nettement acides. Je l'ai rencontré deux fois seulement dans des eaux ayant un pH inférieur à 5,5 (voir tableau II). Dans ces deux stations (une mare encombrée de débris végétaux dans les bois de Verrières, près de Paris et des flaques littorales du petit lac tourbeux d'Estivadou près de Besse), *Simocephalus vetulus* était peu abondant et peu florissant. Il pourrait y avoir là une simple coïncidence; cependant, d'autres observations recueillies au cours de mes recherches s'imposent à l'attention. Ce même aspect peu florissant se retrouvait en effet dans quatre sur six des stations à pH compris entre 6 et 6,5 où j'ai récolté cette espèce. D'autre part, au cours de l'exploration de la tourbière de Bargerès, près de Besse-en-Chandesse, j'ai eu l'occasion de faire une remarque frappante. Des trous parsèment la surface de cette tourbière, trous d'exploitation rectangulaires, très voisins et très semblables; ils contenaient, en juillet, une faunule de Cladocères remarquablement

uniforme, comprenant : *Chydorus sphericus*, *Ceriodaphnia pulchella* et *Scapholeberis mucronata*. Un seul de ces trous hébergeait une population très florissante de *Simocephalus vetulus*. Or son pH était très nettement plus élevé que celui de ses voisins : 6,9 au lieu de 4,6-4,8, 5,2-5 et 5-5,7. Cette différence était en relation avec une précipitation plus avancée des matières tourbeuses. Les autres caractéristiques, volume, exposition, température, teneur en phosphates, dureté de l'eau, etc. étaient tout à fait comparables.

En l'absence de faits expérimentaux probants, on ne peut assurément conclure avec certitude de ce qui précède à une action directement défavorable des pH inférieurs à 5,8-6,0 vis-à-vis de l'espèce considérée. Mais je puis dire que cette espèce ne m'a pas paru trouver, dans les milieux naturels présentant de tels pH, de bonnes conditions de développement. Par contre, je l'ai trouvée très souvent dans un état très florissant en des eaux ayant un pH compris entre 6,2 et 7.

On peut noter à ce propos que HARNISCH (1929) compte le genre *Simocephalus* parmi ceux qui n'ont pas de représentants dans les « Hochmoore ». Indiquons encore que KRASNODEBSKI ne trouve *S. vetulus* que dans l'un des deux lacs dystrophes qu'il étudie et représentée seulement par des exemplaires isolés (pojedynczo).

On est conduit à se demander si la rareté de *Simocephalus vetulus* dans les flaques tourbeuses ne serait pas due simplement au fait que cette espèce redoute les eaux trop riches en particules en suspension. Dans les tourbières fortement acides, les substances humiques sont en effet surtout à l'état de suspension colloïdale et parfois ces suspensions sont d'un « grain » assez gros. Elles peuvent dans ce cas être nuisibles à *Simocephalus*, indépendamment d'une action directe du pH.

Dans des stations alcalines à eau trouble, cette même espèce disparaît également. Mais si l'eau reste claire, *Simocephalus vetulus* peut au contraire être récolté en présence des pH les plus élevés. Je l'ai trouvé dans des bassins où le pH dépassait largement et fréquemment 9.

6. *Simocephalus serrulatus*. — Mes observations concernant cette espèce ont été moins nombreuses. Je l'ai trouvée dans la végétation littorale d'étangs où existait également, en beaucoup plus grande abondance, l'espèce précédente. Mais tandis que cette der-

nière était répartie sur tout le littoral, où le pH variait de 6,5 à 7,3, *Simocephalus serrulatus* était localisé en des zones restreintes, légèrement acides et surtout très riches en débris humiques (Etangs de Bellevue, Domaine des Etangs). Notons que cela est conforme à l'opinion de LITYNSKI qui classe cette espèce parmi les Cladocères « tyrphophiles », dont le développement paraît étroitement lié à la présence d'humus. Indiquons encore que PASSOWICZ (1938 a) l'a trouvée dans des flaques tourbeuses de pH 5,4-5,5. Pour ma part, je ne l'ai observée ni dans les tourbières de Besse ni dans celles d'Estibère (¹).

7. *Ceriodaphnia reticulata*. — Ce Cladocère qui accompagne fréquemment *Simocephalus vetulus* et parfois aussi *Daphnia pulex* dans les mares et les flaques de la plaine, a cependant un habitat beaucoup plus restreint. Je l'ai trouvé uniquement dans des eaux où le pH variait entre 6,5 et 8, mais il est infiniment probable que cette *Ceriodaphnia* peut être rencontrée dans des eaux plus acides ou plus alcalines. PASSOWICZ (1938 a) la récolte d'ailleurs avec *Daphnia pulex* dans une flaque acide (pH 5,5-5,4); cet habitat est sans doute assez exceptionnel; mais, quoi qu'il en soit, il semble que cette espèce ait avant tout, comme *Daphnia pulex*, besoin de matières organiques d'origine animale, la valeur du pH étant assez secondaire.

8. *Ceriodaphnia megops* et *Ceriodaphnia pulchella*. — On remarque la distribution très différente de ces deux espèces dans l'ensemble du domaine que j'ai exploré; elles peuvent néanmoins, assez souvent, être récoltées ensemble. Toutes les deux en effet habitent des régions peu éloignées des rives, où le pH s'écarte généralement assez peu de la neutralité.

Cependant, j'ai trouvé *Ceriodaphnia megops* en abondance dans des stations fortement alcalines (pH 8 à 8,5 et même au-dessus, jusqu'aux environs de 9,0). Par contre, je n'ai pas eu l'occasion

(¹) PASSOWICZ (1938 b), dans d'intéressantes recherches venues à ma connaissance au cours de l'impression du présent travail, confirme mes observations touchant la prédilection de cette espèce pour les stations naturelles légèrement acides; puis, soumettant le problème à l'étude expérimentale, il aboutit à la conclusion que le pH n'intervient pas directement. Ce seraient les conditions nutritives, influencées elles-mêmes par l'acidité, qui seraient en cause.

de la récolter dans des stations présentant un pH inférieur à 6,5. *Ceriodaphnia pulchella*, elle, s'est montrée fréquente jusqu'à pH 4,7, pullulant dans des eaux très nettement dystrophes. HUBAULT (1932) la trouve à Lispach. KRASNODEBSKI (1937) la récolte également dans les lacs Zasuminskie et la trouve même en très grande abondance dans l'un d'entre eux. Aussi peut-on certainement ranger cette espèce parmi les Cladocères qui s'accommodent le mieux des milieux fortement acides et tourbeux ⁽¹⁾ tout en n'étant pas rare dans des eaux à réaction neutre ou même alcaline. Je l'ai récoltée en effet dans des mares où le pH atteignait 7,7.

TABLEAU II. — *Distribution des stations de différents Cladocères selon les valeurs du pH.*

B. Stations riches en substances humiques.

Stations	Valeurs du pH						
	4	4,5	5	5,5	6	6,5	7
Stations de <i>Diaphanosoma brachyurum</i> .	.	.	.	3	1		
» <i>Daphnia pulex</i> f. typique .	.	.	.	1	1	2	
» <i>Simocephalus vetulus</i> .	.	.	.	2	1	3	
» <i>Ceriodaphnia pulchella</i> .	.	.	2	1	2	1	
» <i>Scapholeberis mucronata</i> .	.	.	2	2	1		
» <i>Eurycerus lamellatus</i> .	.	.	.	.	.	4	1
» <i>Peracantha truncata</i> .	.	.	.	.	2	2	
» <i>Glydorus sphaericus</i> .	.	.	4	2	3	4	
» <i>Streblocerus serricaudatus</i> .	.	.	.	3			
» <i>Acantholeberis curvirostris</i> .	.	.	1	3			

9. *Ceriodaphnia quadrangula typica*. — Cette forme est considérée comme franchement « acidophile » et habitant plus particulièrement les eaux dystrophes (KRASNODEBSKI, 1937 ; PASSOWICZ, 1938 a).

(1) On peut rappeler ici que certains auteurs, comme WAGLER (1937), considèrent cette forme comme une simple variété de *Ceriodaphnia quadrangula*.

Je l'ai trouvée effectivement dans deux flaques tourbeuses près de Besse, flaques dont le pH était respectivement de 4,9 et 5,1.

10. *Ceriodaphnia rotunda* ⁽¹⁾. — Cette espèce est loin d'être rare, comme on le croit parfois ; mais elle habite des stations de caractère très particulier. Toutes celles où je l'ai rencontrée se ressemblent en effet étroitement. Il s'agit de régions littorales où s'est accumulée une vase noire d'origine végétale, provenant le plus souvent de la décomposition de Lentilles d'eau [*Lemna minor* en général dans les stations que j'ai observées]. *Ceriodaphnia rotunda* vit à quelques centimètres au-dessus de cette vase ou même immédiatement à sa surface ; c'est un bel exemple de la localisation extrêmement étroite de certains Cladocères au voisinage de débris organiques. Du point de vue qui nous intéresse plus particulièrement pour l'instant, cette localisation entraîne une assez faible variabilité des valeurs du pH trouvées au cours des différentes explorations. Le plus généralement, on note des valeurs comprises entre 6 et 7. Dans certains cas, on peut trouver un pH légèrement supérieur à 7 (voir tableau I). De toute façon il apparaît que cette relative constance du pH est avant tout une conséquence indirecte de la vie au contact de débris toujours comparables ; aussi ne peut-on conclure sans autre preuve que ce Cladocère est particulièrement adapté à des pH de valeur moyenne.

11. *Scapholeberis mucronata*. — On sait que cette espèce vit généralement à peu de distance de la surface, dans des zones littorales le plus souvent acides, ou voisines de la neutralité.

On trouve également ce même Cladocère en grande abondance dans certaines eaux tourbeuses, comme le Lac de Lispach étudié par HUBAULT (1932), les lacs d'Estibère dans les Pyrénées Centrales (ROY, 1931 ; PACAUD, 1935 b), les lacs dystrophes étudiés par KRASNODEBSKI (1937) ou les tourbières de Besse. Dans ces dernières, j'ai pu observer l'espèce considérée jusque dans des trous où le pH était voisin de 4,8 (voir tableau II). Cependant, dans les tour-

(1) Je tiens à remercier M. le Docteur W. RAMMNER qui a bien voulu me confirmer la détermination d'un certain nombre d'échantillons de cette espèce, récoltés à la Mare La Cave de Greffiers.

bières très acides, elle semble faire place à *Scapholeberis microcephala* Lilljeborg.

Par ailleurs, on ne trouve pas fréquemment *Scapholeberis mucronata* en présence de pH très alcalins dans les stations naturelles. NAUMANN (1929 *b*) indique même qu'un pH supérieur à 8 serait défavorable à cette espèce. En réalité, cet auteur envisage des conditions particulières réalisées dans un élevage. Le pH est seulement, dans ce cas, l'indicateur d'autres facteurs défavorables. L'espèce considérée, nageant près de la surface ou même immédiatement accrochée au-dessous d'elle, exige avant tout que celle-ci soit propre et calme. Dans les stations où ces conditions sont réalisées un pH même très nettement alcalin n'empêche nullement la présence de *Scapholeberis*. A la Mare La Cave des Greffiers, je l'ai trouvé par exemple en abondance en des points où le pH était bien supérieur à 8 (allant même parfois au delà de 8,3) mais où l'eau se maintenait très claire et la surface très propre.

12. *Moina brachiata*. — J'ai trouvé cette espèce uniquement dans des stations où le pH était nettement (et même souvent très fortement) alcalin, jusqu'à $\text{pH} = 9$ ⁽¹⁾.

Or, on a été frappé depuis longtemps par le fait que les stations à *Moina* sont toujours des flaques dans lesquelles l'eau contient en grande abondance de l'argile en suspension. Ce caractère semble aussi constant, aussi nécessaire pour cette espèce que la présence de matières excrémentielles et un minimum thermique élevé. Mais on sait qu'il y a un lien entre la mise en suspension d'argile et les variations du pH : les suspensions d'argile flocculent en effet dans un milieu acide (voir LEGENDRE, 1931). Une question se pose aussitôt : *Moina brachiata* habite-t-elle des eaux argileuses parce qu'elle exige un pH alcalin ou la trouve-t-on uniquement dans des eaux alcalines parce que l'existence d'argile en suspension lui est, pour des raisons à déterminer, une condition essentiellement favorable ? A cette question, les faits d'observation semblent permettre de répondre. En effet, si toutes les stations à eau troublée par une riche suspension d'argile sont nécessairement alcalines ou tout

(1) HUTCHINSON, PICKFORD and SCHUURMAN (1932) explorant les eaux stagnantes sud-africaines trouvent également toujours *Moina brachiata* dans des stations à pH alcalin.

au moins au voisinage de la neutralité, la réciproque n'est pas vraie ; on peut observer couramment des eaux fortement alcalines qui ne contiennent pas ou contiennent seulement très peu d'argile en suspension : c'est le cas par exemple de très nombreuses mares de village dont le fond est colmaté par une épaisse couche de matières organiques (ex. : la Mare de l'Eglise et la Mare La Cave au village des Greffiers, pendant l'été 1936). Or, on constate que *Moina brachiata* existe seulement dans les mares où l'eau est argileuse au point de prendre parfois un aspect laiteux. On cherche en vain ce Cladocère dans les autres mares alcalines, non troublées par l'argile, même quand elles sont chaudes, contiennent beaucoup de matières organiques en suspension et sont riches en phyto-plancton. Les causes de cette « argilophilie » sont actuellement difficiles à préciser, mais en tout cas on peut penser qu'elle est l'une des raisons, sinon la raison essentielle, qui limitent dans la nature l'habitat de *Moina brachiata* à des stations dont le pH se maintient dans la zone alcaline.

On remarquera d'ailleurs qu'une autre espèce du même genre, *Moina rectirostris*, a des exigences assez comparables à ce point de vue.

13. *Eurycercus lamellatus*. — J'ai récolté cette espèce dans les herbiers littoraux, généralement en présence de pH alcalins ou assez faiblement acides, entre pH 6 et pH 8,8. Son existence dans des stations tourbeuses a fait l'objet de remarques contradictoires. D'autre part NAUMANN (1929 *b*) considère ce Cladocère comme une forme très sensible à une forte élévation du pH.

VANDEL (1919) ne trouve pas *Eurycercus* dans les tourbières du Jura et cette absence étonne HUBAULT (1932) qui récolte cette espèce dans le lac tourbeux de Lispach. D'autres auteurs, comme KRASNODEBSKI (1937), récoltent également *Eurycercus* dans des lacs dystrophes. Je ferai remarquer à ce propos qu'au cours de mes recherches j'ai observé des faits en apparence aussi contradictoires relativement à la répartition de ce Cladocère. Alors que je l'ai récolté en abondance, en Auvergne, dans des eaux incontestablement tourbeuses (jusqu'à pH 5,9) j'ai été frappé de son absence dans diverses stations tourbeuses des environs d'Orédon, dans les Pyrénées Centrales. Dans cette dernière région, en effet, on trouvait *Eurycercus lamellatus* en grande quantité dans des pièces d'eau

limpides situées un peu au-dessus du Lac d'Orédon, les Laquets. Parmi des débris de pins, sur un rivage à peu près dépourvu de ceinture végétale, ce Cladocère pullulait en compagnie de *Chydorus sphaericus*. Mais dans un lacs de petits canaux à eau acide, fortement colorée par les substances humiques et communiquant avec ces Laquets sur le rivage Nord, *Chydorus sphaericus* pénétrait seul, quoiqu'on n'ait pas alors à cet endroit de pH inférieur à 6,2. Aucune différence notable de température ou d'éclairement ne pouvait être relevée entre le rivage voisin et ces petits canaux. Quant à la nourriture, constituée par les débris végétaux et les organismes microscopiques se développant parmi ces débris, elle était de même nature et au moins aussi abondante dans les canaux que sur le rivage des Laquets proprement dits. De toute évidence, un facteur défavorable à *Eurycercus* et lié, directement ou indirectement, à l'accumulation des substances humiques, exerçait ici son action. Or ce facteur ne pouvait être le pH lui-même, puisqu'on a maintes fois observé *Eurycercus* dans des eaux nettement plus acides.

On peut dans ces conditions penser, comme on l'a vu précédemment à propos d'autres espèces, à une action spécifique de certaines substances humiques. Cependant, dans ce cas tout au moins, il s'agit peut-être d'un simple phénomène d'ordre respiratoire. *Eurycercus lamellatus* est en effet un Cladocère dont les exigences en oxygène dissous sont relativement grandes (voir dernier Chapitre). Sa présence dans une tourbière doit donc être conditionnée, en particulier, par l'oxygénation de l'eau à la surface des débris végétaux dans les zones littorales. A ce propos, il n'est pas sans intérêt de noter que les canaux minuscules des Laquets d'Orédon étaient absolument stagnants, alors qu'à Besse-en-Chandesse, dans le lac tourbeux de Bourdouze, c'est près du déversoir et sur le trajet même de ce déversoir, en des points où l'eau est par conséquent très lentement mais régulièrement renouvelée, que j'ai trouvé *Eurycercus lamellatus*. En résumé, ce Cladocère n'est certainement pas rare dans des eaux acides et même tourbeuses, l'une des conditions de sa présence étant une bonne aération des milieux considérés.

En ce qui concerne maintenant la susceptibilité que manifesterait *Eurycercus*, d'après des auteurs comme NAUMANN, vis-à-vis d'une réaction fortement alcaline du milieu, je dirai simplement que je l'ai observé, très florissant, dans des eaux où le pH variait

entre 8,5 et 8,8. Ici encore on peut admettre que l'action défavorable exercée par certains milieux alcalins est attribuable non au pH lui-même mais à d'autres facteurs, tels que des fermentations arrivant à abaisser très fortement la teneur en oxygène.

14. *Alona affinis*. — Très fréquente à Orédon, cette espèce ne se trouve cependant jamais dans les zones tourbeuses de cette région. Je l'ai trouvée de façon courante entre $pH = 6,5$ et $pH = 8,3$, mais jamais dans des eaux fortement acides. Notons que, d'après KRASNODEBSKI (1937), elle existe dans les lacs Zasu-minskie (qui sont dystrophes) ; mais elle est peu fréquente dans l'un et très rare dans l'autre.

15. *Peracantha truncata*. — Ce Cladocère extrêmement commun dans les zones littorales ou les petites mares riches en débris végétaux serait, d'après NAUMANN (1929 *b*), sensible à une forte élévation du pH. D'autre part, d'après WAGLER (1937), il n'habite pas les eaux fortement acides. Je l'ai trouvé cependant en présence de pH allant de 5,9 à 8,4-8,5. De leur côté, KRASNODEBSKI (1937) et PAS-sowicz (1938 *a*) le trouvent dans des eaux dystrophes : ce dernier auteur l'a récolté dans une station tourbeuse où le pH variait, selon les points, entre 5,3 et 5,1. La mare la plus acide où j'ai personnellement observé cette espèce était une station de forêt (la Bonne Mare, près de Rambouillet), dont l'eau est fortement jaunie par les substances humiques. Il apparaît en tout cas que ce Cladocère peut vivre dans un intervalle de pH beaucoup plus large qu'on ne l'avait pensé tout d'abord.

16. *Pleuroxus trigonellus*. — J'ai récolté cette espèce assez fréquemment sur le littoral d'étangs ou de mares, entre $pH = 6,5$ et $pH = 8$ environ, c'est-à-dire à peu de chose près entre les mêmes limites que *Peracantha truncata*.

17. *Acroperus harpæ*. — J'ai trouvé cette espèce dans une seule station acide, le lac tourbeux d'Anglard à Besse, où le pH n'était d'ailleurs pas inférieur à 6,4. Par contre, je l'ai récoltée très souvent dans divers étangs à réaction alcaline de la région parisienne et de la Brenne, toujours dans la ceinture de plantes aquatiques, en des points où le pH allait de 7 à 8,6-8,8.

18. *Bosmina longirostris*. — J'ai récolté souvent ce Cladocère (formes *cornuta*, *curvirostris* ou *typica*) dans de nombreux étangs de la région parisienne (Banlieue-Ouest) et du centre de la France, parfois même dans des mares de très petites dimensions. Le pH de ces stations est compris en général entre 6,5 et 9 ; mais cette espèce peut vivre très certainement dans des limites de pH beaucoup plus larges. Elle existait par exemple en juillet 1936 à la Bonne Mare (Forêt de Rambouillet) dans une eau dystrophe de pH 5,9 et d'ailleurs on l'a récoltée, rarement il est vrai, dans les tourbières fortement acides (HARNISCH, 1929).

J'en ai, d'autre part, recueilli quelques exemplaires isolés dans une flaque très alcaline ($pH > 9$). On a donc affaire ici, à coup sûr, à un Cladocère largement indifférent à la réaction du milieu.

Je n'ai jamais constaté de relations entre les variations morphologiques de cette espèce et la réaction de l'eau des stations.

19. *Chydorus sphaericus*. — De tous les Cladocères, cette espèce est, sans nul doute, celle que l'on peut récolter dans les stations naturelles présentant les pH les plus différents. Je l'ai trouvée aussi bien dans des tourbières fortement acides ($pH < 4$) que dans des bassins cimentés où le pH était supérieur à 9,5.

20. *Streblocerus serricaudatus* et *Acantholeberis curvirostris* sont des formes très intéressantes au point de vue qui nous occupe. Elles habitent toujours des eaux tourbeuses et, de ce fait, se rencontrent uniquement en présence de pH particulièrement acides. HARNISCH (1929) les considère comme caractéristiques des tourbières typiques. Je ne les ai effectivement trouvées que dans les tourbières les plus acides de Besse, entre pH 4,5 et pH 5,3.

Est-ce à dire que ces espèces ne peuvent vivre en présence de pH plus élevés ? Des expériences de RUBINSTEIN (1927) rendent cette hypothèse peu probable. Cet auteur a constaté qu'une autre forme dite « acidophile » fréquemment associée à celles dont nous parlons ici *Chydorus ovalis*, s'accommode en réalité de valeurs très alcalines du pH . On peut donc penser que ce n'est pas le pH lui-même, mais bien certaines autres conditions, telles que la présence de matières humiques, ou encore une sensibilité particulière à la teneur en alcalino-terreux, qui règlent en fait la localisation si remarquable des espèces considérées.

21. *Macrothrix hirsuticornis* et *Macrothrix laticornis*. — J'ai trouvé ces Cladocères dans des eaux pauvres en chaux mais non dystrophes, milieux très peu tamponnés et pouvant par conséquent présenter parfois au milieu du jour des pH fortement alcalins. J'ai récolté en effet l'une et l'autre de ces espèces dans diverses stations naturelles depuis le pH 6,5 jusqu'à pH 7,6-7,8. J'ai été frappé de voir que ces espèces ne se trouvaient jamais en des points où l'eau était fortement colorée par des matières humiques. Dans la Tourbière Despax à Orédon, par exemple, j'ai récolté *Macrothrix hirsuticornis* seulement dans un canal où l'eau était régulièrement renouvelée et tout à fait limpide.

A Greffiers, *Macrothrix laticornis* abonde au Trou-aux-Loups, dont l'eau n'est que faiblement colorée par les substances humiques. Enfin dans les étrangs de Brenne, j'ai trouvé également l'une et l'autre de ces espèces dans des zones à eau claire et très légèrement acide.

IV. — Remarques à propos des techniques expérimentales appliquées à l'étude du rôle du pH .

Il apparaît certain que beaucoup des questions évoquées ci-dessus ne sauraient être pleinement résolues sans le secours de l'expérimentation. Celle-ci a effectivement été utilisée par différents auteurs (STRÖM, TAUSON, RUBINSTEIN, SKADOWSKY, HARNISCH, PAS-SOWICZ). Avant de terminer ce chapitre, je voudrais faire quelques remarques à propos des méthodes employées, méthodes qui sont, à mon sens, de valeur très inégale.

Un premier procédé consiste à utiliser le milieu naturel où habite le Cladocère étudié, en acidifiant ou alcalinisant avec, par exemple, HCl ou CO_3Na^2 .

Dans un second, on transporte l'animal dans un autre milieu naturel, plus acide ou plus alcalin que le sien propre.

Enfin une troisième méthode consiste à employer un milieu synthétique contenant un mélange-tampon.

Ces trois méthodes peuvent conduire à des résultats fort différents.

Dans le premier cas, l'addition d'acide à une eau d'étang ou de mare perturbe de façon profonde tout un ensemble complexe d'équi-

libres chimiques et le milieu peut devenir de ce fait, indépendamment de la variation du pH , défavorable à certains des organismes qui y vivaient antérieurement. C'est là une cause d'erreur aujourd'hui bien connue mais qui, pendant longtemps, n'a pas été nettement aperçue. Les auteurs étaient ainsi amenés à considérer comme nocives pour tel ou tel animal des valeurs du pH parfaitement compatibles avec la vie de l'organisme en question (exemple STRÖM et TAUSON, avec *Daphnia pulex*).

L'utilisation expérimentale de milieux acides naturels tels que des eaux fortement tourbeuses est, en un sens, plus rationnelle (SKADOWSKY, HARNISCH). Les résultats de ces essais sont au moins susceptibles de conduire à des conclusions pratiques, à savoir que tel Entomostracé, *Daphnia longispina* par exemple, meurt plus ou moins rapidement dans l'eau d'une tourbière d'un type déterminé. Mais l'interprétation n'est pas facile : on se retrouve devant des questions qui se posaient déjà au cours de l'observation pure et simple. D'autre part, il ne faut pas oublier que les échantillons prélevés dans les stations d'eau douce et particulièrement dans les tourbières, perdent rapidement un certain nombre de leurs propriétés physico-chimiques, de sorte que pour obtenir des résultats toujours comparables il faudrait opérer presque sur place, immédiatement après le prélèvement de l'échantillon d'eau.

La troisième façon d'aborder expérimentalement la question de l'influence du pH , basée sur l'emploi de milieux synthétiques, est la méthode utilisée par Passowicz (1935) dans ses expériences concernant l'influence des pH acides sur *Daphnia pulex*. Elle est certainement la plus propre à faire avancer nos connaissances sur un terrain solide, à condition d'utiliser tout d'abord des milieux équilibrés de composition simple, que l'on compliquera progressivement pour se rapprocher des conditions naturelles. Pour longue et ardue que puisse sembler cette entreprise, il apparaît cependant qu'elle n'est nullement irréalisable. Les recherches de Passowicz en fournissent déjà, à mon sens, la plus nette démonstration, puisque dès les premiers essais, cet auteur obtient des résultats dont l'observation est venue rapidement confirmer l'exactitude. Ses conclusions se rapportent :

1° A l'influence d'une réaction acide du milieu sur la vitalité de *Daphnia pulex* ;

2° au rôle qu'on a attribué à cette acidité dans l'apparition de la reproduction sexuée.

Le premier point a été examiné ci-dessus ; je dirai quelques mots ici à propos du second.

On sait que différents auteurs et notamment TAUSON (1931) considèrent qu'une certaine acidité favorise l'apparition de la reproduction sexuée. PASSOWICZ ne constate rien de semblable avec *Daphnia pulex*. Or, au cours de mes observations dans la nature, je n'ai pas constaté davantage une plus grande fréquence de l'apparition des mâles dans les stations acides, même chez les espèces qui semblent trouver, dans des stations de ce genre, des conditions défavorables. *Daphnia longispina*, *Simocephalus vetulus*, *Eurycerus lamellatus*, pour ne citer que quelques exemples, se reproduisaient uniquement par parthénogenèse dans les stations les plus acides où je les ai observés. En ce qui concerne *Daphnia pulex*, je l'ai trouvée aussi souvent se reproduisant par parthénogénèse dans les stations acides que dans les autres. Sa reproduction gamogénétique dans la station acide du plateau d'Aumar (voir p. 73) s'expliquait suffisamment par des conditions nutritives défavorables.

V. — Conclusions.

L'exposé précédent a consisté surtout en une série de remarques particulières, résultant de la confrontation de mes propres observations avec celles que l'on peut trouver dans des ouvrages classiques ou des publications récentes. Mais chaque fois qu'il était possible, j'ai tenté d'analyser les faits observés. Si ces essais d'analyse ne conduisent pas toujours à des conclusions définitives, ils fournissent en tout cas matière à un certain nombre de réflexions de caractère général.

Au premier abord, la répartition de beaucoup de Cladocères semble bien dépendre nettement du pH du milieu. Il est en effet incontestable qu'un petit nombre d'espèces sont confinées dans des stations très acides, j'ai vérifié le fait sur tout le territoire exploré pour *Acantholeberis* et *Streblocerus* ; nombre d'autres, au contraire, on l'a vu, ne sont vraiment communes que dans des eaux alcalines, neutres ou peu acides. Il est fort possible et même vrai-

semblable que certaines de ces particularités soient réellement dues à l'influence directe du pH . Toutefois, presque toujours, lorsqu'on peut analyser d'une manière assez approfondie le déterminisme des faits observés, on trouve que le facteur limitant n'est pas le pH lui-même, mais quelque autre condition liée de façon plus ou moins directe à la réaction du milieu. J'ai multiplié les exemples de phénomènes de ce genre dans les pages qui précèdent. Aussi importe-t-il d'avoir bien présentes à l'esprit ces conditions du milieu, dont l'action est souvent difficile à distinguer de l'influence directe du pH . Je ne crois donc pas inutile d'en rappeler quelques-unes avant de terminer ce chapitre.

a) *Influence des substances humiques.* — La présence de substances humiques en grande abondance va constamment de pair avec une acidité plus ou moins marquée. Mais ces substances exercent sans nul doute une influence très complexe, indépendamment de la valeur du pH .

Elles constituent une source de nourriture finement divisée qui semble avoir des propriétés bien différentes de celles du détritus organique des mares alcalines ; on s'est d'ailleurs demandé, sans résoudre nettement la question (HARNISCH, 1925 et 1929) si certains Cladocères n'étaient pas plus capables que d'autres de filtrer, d'absorber et d'utiliser divers composés humiques. D'autre part, on a émis l'hypothèse que ces mêmes substances peuvent manifester, vis-à-vis de divers organismes, un pouvoir toxique spécifique, et ceci est une notion qui ne peut être rejetée *a priori*, quoiqu'on n'ait encore aucune preuve indiscutable de la réalité de phénomènes de ce genre (HARNISCH, 1929). L'état colloïdal sous lequel elles se présentent généralement donne à ces substances une aptitude particulière à modifier le milieu ; c'est ainsi qu'elles adsorbent et précipitent de nombreux ions et, notamment, qu'elles décalcifient le milieu. En outre, par leur oxydation, elles diminuent la teneur en oxygène dissous. Ce dernier élément, comme l'on sait, manque parfois totalement dans les tourbières à peu de distance sous la surface.

Il est donc fort difficile de caractériser l'influence propre du pH dans les eaux à la fois très acides et très tourbeuses. Dans le domaine des eaux moins acides, à pH supérieur à 5, on peut aborder plus aisément certains aspects du même problème. En effet, parmi les eaux douces dont la réaction se situe entre pH 5 et pH 7,

il en est qui ne contiennent pratiquement pas de substances humiques et d'autres qui sont fortement tourbeusés. La simple comparaison des données d'observations relatives à ces deux catégories de milieux naturels peut déjà donner souvent des indications fort utiles. On constate alors ainsi qu'on l'a vu ci-dessus par plusieurs exemples concernant *Simocephalus serrulatus*, *Daphnia pulex*, *Simocephalus vetulus*, *Eurycercus lamellatus*, que la présence de certaines substances humiques semble généralement un *facteur plus décisif que l'acidité elle-même*.

b) *Teneur du milieu en sels minéraux et plus particulièrement en chaux*. — D'une façon très générale, une teneur élevée en sels de chaux va de pair, dans les stations naturelles, avec des valeurs plus ou moins alcalines du pH. D'autre part, il est fréquent (mais non constant cependant) qu'à une très faible teneur en sels minéraux correspond un milieu acide ; cette pauvreté en sels peut être liée elle-même soit à la nature du substrat, soit à une « déminéralisation ». De toute façon, la concentration en sels minéraux exerce sur la répartition des Cladocères une influence qu'il faut essayer de distinguer de celle du pH. Cette question sera étudiée plus en détail dans le prochain chapitre.

c) *Influence de la richesse de l'eau en particules en suspension*. — On a vu qu'il existe un lien entre l'argilotrophie et l'alcalinité de l'eau. De même, l'extrême eutrophie, caractérisée par un développement considérable de microorganismes (Flagellés, Bactéries, etc.) va généralement de pair avec un pH alcalin. Des stations de ce genre présentent, pour beaucoup de Cladocères, un milieu défavorable, non directement à cause de l'alcalinité, mais parce que ces espèces ne peuvent exister en présence d'une trop grande abondance de microorganismes ou de particules en suspension. D'autres formes, en revanche, telles que les *Moina*, semblent exiger une semblable abondance de particules et notamment *de particules d'argile*. Tout se passe comme si l'existence d'une riche suspension colloïdale d'argile favorisait l'absorption et l'utilisation de certains éléments nutritifs par ces Cladocères. Nous voyons ici un *nouveau mode d'influence indirecte du pH : en conditionnant l'argilotrophie il modifie les conditions nutritives dans le milieu*.

d) *Influence du gaz carbonique dissous.*
Expériences personnelles.

En dehors de son influence sur la réaction du milieu, l'acide carbonique dissous peut évidemment exercer une influence spécifique sur les animaux qui nous intéressent. On sait qu'il modifie puissamment leurs réactions phototropiques et que, de ce fait, il contribue à déterminer leur répartition. D'autre part on a vu (p. 24) qu'il a été considéré comme un facteur capable de modifier le cycle reproducteur. A des teneurs très élevées, il peut enfin exercer une action nocive. NAUMANN (1934) a réalisé à ce sujet, avec *Daphnia magna*, d'intéressantes expériences ; cette Daphnie est relativement peu sensible, mais il est certain que d'autres espèces le sont davantage. Bien plus, j'ajouterai que, dans une même espèce, les ♀ parthénogénétiques et les ♀ éhippiales peuvent manifester une résistance différente. J'ai observé ce fait avec *Moina brachiata*.

J'avais remarqué à plusieurs reprises que, dans un flacon bouché, des ♀ éhippiales de *Moina brachiata* mouraient plus rapidement que les ♀ parthénogénétiques. Un dosage d'oxygène montrait une teneur légèrement supérieure à 1 cm³/litre. Comme on le verra plus loin, cette concentration est largement suffisante pour permettre la survie des animaux. Le phénomène observé ne pouvait donc être attribué qu'à l'accumulation du gaz carbonique. J'ai réalisé des expériences pour confirmer ce fait. Des ♀ parthénogénétiques et des ♀ éhippiales de *Moina brachiata* étant placées dans 250 centimètres cubes d'eau de source bouillie et filtrée, on faisait barboter bulle à bulle du gaz carbonique en agitant avec précaution. Au bout d'un quart d'heure environ une partie des animaux comprenant toutes les ♀ éhippiales et quelques ♀ parthénogénétiques tombent sur le fond. On arrête alors le barbotage. Les autres ♀ parthénogénétiques continuent à nager normalement en manifestant seulement un phototropisme positif intense. Deux heures plus tard, j'observe les animaux tombés sur le fond. Toutes les ♀ éhippiales sont mortes ; quelques ♀ parthénogénétiques sont agonisantes et les autres nagent toujours normalement. Cette expérience, toute élémentaire qu'elle soit, suffit à montrer l'intérêt qui s'attache à l'étude de l'influence propre du gaz carbonique sur la biolo-

gie des Cladocères. Il y aurait donc intérêt à multiplier les mesures et les observations à ce sujet dans la nature ⁽¹⁾.

On voit à quels problèmes variés touche la question du *pH* dans les eaux douces, même quand on se borne à étudier le rôle de ce facteur dans l'écologie d'un groupe restreint d'animaux. Plus que

(1) J'ai personnellement effectué de nombreux dosages de CO_2 dans les mares et les étangs. Je ne puis pas encore faire état des résultats obtenus ; mais je crois pouvoir être utile en rappelant ci-dessous le principe de la méthode utilisée pour cette mesure qui pose, dans les eaux douces, un problème assez difficile.

D'après tout ce qui a été dit précédemment, il apparaît qu'on ne peut songer ici à calculer, comme on l'a fait pour les milieux marins (LEGENDRE, 1925), la teneur en CO_2 libre à partir d'une mesure d'alcalinité et de la mesure du *pH*. La méthode de dosage utilisée en limnologie est basée sur le principe suivant : on titre l'eau à analyser par CO_3Na^2 N/10 ou NaOH N/10 jusqu'au virage au rouge de la phénolphthaléine ; puis on fait une correction correspondant à l'hydrolyse des carbonates et des bicarbonates. Cette correction est obtenue à partir d'une mesure d'alcalinité effectuée en titrant un second échantillon par HCl en présence de méthylorange.

Pour la façon de procéder à ce dosage, j'ai suivi les indications de MAUCHA (1932) auquel je renvoie pour le détail. Un point essentiel est de réduire le plus possible pendant la première opération (titration par CO_3Na^2) le contact avec l'air atmosphérique. Pour cela MAUCHA préconise l'emploi d'un flacon à col long et étroit, portant deux traits de jauge (le premier à 100, le second à 101 centimètres cubes) et l'utilisation de réactifs *denses*, se répandant rapidement dans la masse d'eau à analyser sans qu'on ait besoin de renverser le flacon et de l'agiter violemment. Cet auteur prépare de tels réactifs de la façon suivante :

a) *Indicateur* : on dissout 1 gramme de phénolphthaléine dans 50 centimètres cubes d'alcool à 90° ; après filtration, on ajoute 50 centimètres cubes de glycérine, puis de la soude avec précaution jusqu'à la limite de l'apparition du rose.

β) *Solution titrée* : on dissout dans 1.000 centimètres cubes d'eau distillée 4 gr. 818 de CO_3Na^2 ; cette solution correspond à 2 grammes de CO_2 .

Le dosage est effectué sur un échantillon de 100 centimètres cubes, on ajoute à la pipette 1 centimètre cube de phénolphthaléine-glycérinée, puis la solution titrée est versée au compte-goutte, l'homogénéisation étant assurée grâce à la densité des réactifs, en tournant simplement le flacon entre les mains. Soit x le nombre de centimètres cubes de CO_3Na^2 versés pour obtenir le virage au rose.

2° La mesure d'alcalinité se fait également sur 100 centimètres cubes ; on verse HCl N/10 jusqu'au virage du méthylorange, cet indicateur étant employé à raison de une à deux gouttes de sa solution au $\frac{1}{1\ 000}$ pour un échantillon de 100 centimètres cubes. Soit y le nombre de centimètres cubes de HCl utilisés ; la teneur en CO_2 libre s'obtient alors par la formule suivante :

$$\left(x + \frac{y \times 2,8}{50}\right) \times 20 = \text{CO}_2 \text{ libre en milligrammes par litre.}$$

jamais apparaissent ici ces interactions multiples auxquelles on se heurte sans cesse dans les recherches écologiques. La confrontation de données d'observations recueillies dans des stations de différents types conduit parfois, à elle seule, à une interprétation satisfaisante des phénomènes ; mais, le plus souvent, elle permet seulement d'éliminer un certain nombre d'hypothèses, bref de poser le problème de façon plus précise et de préparer ainsi la voie à l'expérimentation qui, conduite rationnellement, est déjà parvenue à résoudre quelques-unes des questions complexes évoquées dans ce chapitre.

CHAPITRE II

INFLUENCE DE LA TENEUR DES EAUX EN ALCALINO-TERREUX

I. — Généralités.

L'étude du rôle biologique de la « dureté », ou teneur des eaux en alcalino-terreux, a retenu très tôt l'attention des limnologistes. On sait que les divers types de stations d'eau douce peuvent présenter, tant en ce qui concerne la concentration totale du calcium et du magnésium qu'en ce qui concerne les proportions relatives de ces deux éléments, des différences considérables. Aussi était-il naturel de penser, a priori, « que de telles différences dans la composition puissent avoir une certaine action sur les organismes dulcaquicoles, et qu'il doit y avoir, pour les diverses formes vivantes, un minimum et un maximum d'adaptation » (HUBAULT, 1927, p. 13).

Beaucoup de limnologistes ont, par suite, dosé les alcalino-terreux. Or, l'influence de la dureté de l'eau a été invoquée comme facteur de répartition pour divers Cladocères ; mais il y a lieu d'envisager séparément le rôle du magnésium et celui du calcium.

Les résultats de certaines recherches conduisent à attribuer au magnésium une toxicité particulière vis-à-vis des Cladocères. On a été frappé, notamment, par l'absence totale de Cladocères dans ceux des grands lacs africains qui sont particulièrement riches en sels magnésiens (bibliographie dans TAUSON, 1931). Plus récemment, BEKLEMICHEV et BASSKINA-ZAKOLODKINA (1933), attribuent également à l'existence d'un excès de magnésium la nocivité de l'eau de la Mer Noire pour les Cladocères, et notamment pour *Daphnia pulex*. Il y a donc toujours lieu de doser séparément les deux alcalino-terreux. Au cours de mes observations, je n'ai jamais rencontré d'ailleurs de stations très riches en magnésium et les données que j'ai pu rassembler concernant le rôle de cet élément ne m'ont pas paru appeler, pour l'instant, de remarques particulières. Les expériences de HUTCHINSON (1933) semblent d'ailleurs prouver

qu'on avait exagéré le degré de sa toxicité vis-à-vis des Cladocères. Toutefois, les valeurs indiquées par ce dernier auteur comme étant défavorables pour certaines races de *Daphnia longispina* (30 mgr. de Mg par litre) et vis-à-vis de *Ceriodaphnia reticulata* (60 mgr. de Mg par litre) sont très inférieures à ce qu'on peut parfois trouver dans les eaux douces : WAGLER (1923), par exemple, considère comme très fréquentes les stations de plaine contenant plus de 30 mgr./litre de magnésium. Il y aurait donc bien là un facteur susceptible de limiter la répartition de certaines espèces et ce point est à examiner.

II. — La teneur en calcium.

Une forte sensibilité vis-à-vis de l'élévation de la concentration du milieu en calcium a été signalée chez un certain nombre de Cladocères. THIENEMANN, dans son étude déjà citée sur la biologie de *Holopedium gibberum*, montre que l'un des facteurs limitant la répartition de cette espèce, est la teneur du milieu en Ca : *Holopedium gibberum* est, d'après cet auteur, « Ca-oligotrophe », c'est-à-dire qu'il habite exclusivement les eaux pauvres en sels de chaux (au-dessous de 25 milligrammes de CaO par litre). Des faits analogues ont été établis pour divers *Macrothricidæ*. WAGLER, par contre (1923), n'arrive pas à constater dans les stations naturelles une limite de cette nature pour *Daphnia cucullata* ; cette espèce habite aussi bien des eaux particulièrement « dures » que des eaux assez pauvres en calcium. Plus récemment, TAUSON (1931), dans son travail consacré à la biologie de *Daphnia pulex*, croit pouvoir indiquer une concentration maximum en Ca au delà de laquelle le milieu deviendrait défavorable. Cependant, en ce qui concerne cette dernière espèce, les conclusions des différents observateurs ou expérimentateurs sont assez contradictoires et il semble bien, en tout cas, que les diverses variétés ne manifestent pas des exigences identiques. La variété *obtusa*, en particulier, serait confinée dans des eaux pauvres en chaux (voir notamment : WAGLER, 1937). J'ai pensé qu'il pouvait être utile de rassembler de nouvelles observations à ce sujet.

Le minimum de concentration en Ca compatible avec l'existence des diverses espèces de Cladocères ne paraît pas avoir été recherché

systématiquement. Cependant cette question a été envisagée relativement à d'autres Entomostracés. C'est ainsi que, d'après WUNDSCH, *Gammarus pulex* ne vit que dans les eaux où la concentration en calcium, exprimée en CaO par litre, est supérieure à 9-10 milligrammes (cité par NAUMANN, 1932, p. 72). Une telle particularité interdit à cet Amphipode, ainsi qu'on pourra le voir d'ailleurs par les chiffres donnés plus loin, un grand nombre de stations naturelles. Or les résultats de certaines tentatives d'élevage en milieu synthétique, tentatives dont nous parlerons en détail un peu plus loin, sembleraient indiquer que des exigences analogues peuvent être manifestées par les Daphnies.

Il apparaît que l'influence de la teneur en alcalino-terreux sur la répartition des Cladocères mérite d'être encore étudiée. J'ai dosé le calcium et le magnésium dans les stations naturelles et j'ai, d'autre part, abordé expérimentalement certains aspects des problèmes évoqués dans les lignes précédentes. Je résumerai très brièvement ici les quelques constatations que j'ai pu faire.

III. — Technique de dosage.

J'ai employé, comme la plupart des auteurs, les procédés hydrotimétriques. On en connaît le principe : les sels alcalino-terreux décomposent les solutions de savon en donnant des produits insolubles. Dans une eau contenant une certaine quantité de ces sels, on introduit progressivement une solution hydro-alcoolique de savon ; on a d'abord une précipitation, jusqu'à ce que tous les alcalino-terreux soient éliminés ; l'addition d'un léger excès de liqueur de savon provoque ensuite l'apparition d'une mousse persistante, indiquant la fin de la réaction. On calcule alors, d'après la quantité de savon employée, la teneur en alcalino-terreux. Cette méthode est susceptible, en pratique, de nombreuses variantes.

Les mesures effectuées ainsi n'ont pas la précision de dosages rigoureux ; elles ne fournissent que des valeurs approchées, mais cependant suffisantes en général pour le biologiste, compte tenu de la quantité d'alcalino-terreux existant dans la plupart des eaux naturelles et de l'influence négligeable, au moins au point de vue des recherches qui nous intéressent ici, des très faibles variations de la concentration de ces éléments.

Dosage du calcium et du magnésium dans les stations naturelles. — Voici quelques indications pour l'emploi de ces méthodes hydrotimétriques sous leur forme moderne.

a) *Outillage.* — L'outillage hydrotimétrique se compose essentiellement, comme l'on sait, d'une burette graduée, de type anglais, contenant la liqueur titrée et d'un flacon bouché à l'émeri portant un ou plusieurs traits de jauge. La contenance de ce flacon, de même que le système de graduation de la burette, varient suivant le mode opératoire. Dans le procédé dit français, on opère sur

40 centimètres cubes de liquide, le réactif étant placé dans une burette graduée en unités spéciales (degrés hydrotimétriques français : un degré = 0 gr. 056 de CaO par litre) ; dans le procédé dit allemand, on opère sur 100 centimètres cubes et la burette est simplement une burette ordinaire, graduée en centimètres cubes. Les résultats peuvent être alors directement exprimés en milligrammes de CaO par litre. Ce procédé est naturellement le plus précis à cause du volume plus grand de l'échantillon analysé et il m'a semblé le mieux adapté au travail du limnologiste. Aussi est-ce celui que j'ai utilisé, suivant les indications de MAUCHA (1932).

b) *Mode opératoire.* — Les opérations comportent, en principe, deux mesures successives :

1° On dose directement, sur un premier échantillon du liquide à analyser, les *sels alcalino-terreux en bloc* (calcium + magnésium). Ce dosage est effectué à l'aide d'une liqueur titrée de savon qu'on peut se procurer dans le commerce, mais qu'il est infiniment préférable de préparer et de titrer soi-même, en utilisant les formules que donnent les ouvrages spéciaux. On trouvera dans R. MAUCHA, par exemple, des formules que l'on pourra comparer à celles que fournit d'autre part DENIGÈS ⁽¹⁾ (1931). Le résultat ou « dureté totale » est exprimé soit en milligrammes de CaO par litre, soit en degrés hydrotimétriques, la première manière étant à juste titre préférée par la plupart des limnologues.

2° On dose *l'un des deux alcalino-terreux seul* (calcium ou magnésium) puis on calcule l'autre par différence.

Le dosage du magnésium seul peut être effectué après précipitation du calcium par l'oxalate d'ammonium et filtration (voir DENIGÈS, CHELLE et LABAT, 1931, p. 347).

Le dosage du calcium seul peut être effectué selon une méthode indiquée par MAUCHA et dont le principe, dû à WINKLER, est le suivant : si une solution alcaline contient du calcium et du magnésium en présence de tartrates, lorsqu'on ajoute de l'oléate de potassium, il se forme de l'oléate de calcium, mais le magnésium ne réagit pas.

Ayant longuement utilisé cette dernière méthode, je donnerai ci-dessous à son sujet, un certain nombre d'indications pratiques.

On prépare les liqueurs suivantes :

a) *Solution d'oléate de K.* — Verser dans une fiole d'Erlenmeyer 12 grammes d'huile d'amande très pure ; ajouter 3 grammes de KOH en pastilles pulvérisée ; verser 100 centimètres cubes d'alcool à 95° ; laisser ensemble une demi-heure, puis faire bouillir au bain-marie. L'huile d'amande est saponifiée en oléate de potassium. On refroidit à la température ordinaire, on ajoute 600 centimètres cubes d'alcool à 95°, 400 centimètres cubes d'eau puis on complète à un litre (le mélange eau-alcool s'étant contracté) avec de l'eau. La solution obtenue est jaunâtre et se décolore totalement en quelques jours à la lumière. On titre ensuite avec de l'eau de chaux ou une solution de CaCl_2 .

1 centimètre cube de cette liqueur doit correspondre à 1 milligramme de CaO.

⁽¹⁾ Voici notamment, à titre documentaire, la formule de DE COURTONNE, d'après DENIGÈS, CHELLE et LABAT (1931, p. 345) : à 30 centimètres cubes d'huile d'amande douce, ajouter 10 centimètres cubes de NaOH à D = 1,33, puis 10 centimètres cubes d'alcool à 95°. Chauffer au bain-marie en agitant constamment. Lorsque le savon est formé et que tout se prend en masse, laisser refroidir et compléter à 1 litre avec de l'alcool à 60°.

Autrement dit, si on opère sur un échantillon d'eau de 100 centimètres cubes et qu'on a utilisé 1 centimètre cube de liqueur, l'eau à analyser contenait 10 milligrammes de CaO par litre.

β) *Solution de Sel de Seignette.* — On dissout en chauffant 100 grammes de Sel de Seignette cristallisé et 10 grammes de NaOH très pure dans 150 centimètres cubes d'eau bidistillée. On ajoute au liquide ainsi obtenu 250 centimètres cubes d'une solution de NH_4OH à 10 %, puis on complète à 500 centimètres cubes avec de l'eau.

Remarque essentielle : le Sel de Seignette utilisé doit être très pur, exempt de calcium. On peut s'en assurer comme suit : à 100 centimètres cubes d'eau distillée on ajoute 5 centimètres cubes du sel, puis 1 centimètre cube de la liqueur d'oléate de potassium et on agite. S'il n'y a pas de Ca, on observe une saponification immédiate et très vive.

γ) *Dosage du magnésium et du calcium à l'aide des liqueurs précédentes.* — Dans le flacon hydrotimétrique, on prend 100 centimètres cubes de l'eau à analyser, on ajoute 5 centimètres cubes de la solution de Sel de Seignette. On titre ensuite en agitant vigoureusement, comme pour la mesure ordinaire de dureté totale, jusqu'à mousse persistante. Du volume de la liqueur versée, on retranche comme dans tout dosage hydrotimétrique le volume utilisé pour la formation de la mousse persistante (soit ici environ 0 cm³ 5). Le volume de liqueur versé, diminué de cette quantité, représente évidemment le nombre de centimètres cubes d'oléate utilisés pour précipiter le calcium. Soit N_{Ca} ce nombre ; en le multipliant par le titre de la liqueur, puis par 10 (puisqu'on a opéré sur 100 centimètres cubes) on obtient la teneur en calcium de l'eau à analyser, exprimée en milligrammes de CaO par litre.

La teneur en magnésium s'obtient ensuite par un calcul simple. De la dureté totale obtenue comme il a été indiqué ci-dessus et exprimée en milligrammes de CaO par litre, on retranche N_{Ca} : la différence multipliée par le rapport des masses moléculaires $\frac{\text{MgO}}{\text{CaO}}$ donne en milligrammes par litre la teneur en magnésium de l'eau à analyser.

Avant d'en terminer avec ces indications techniques, rappelons qu'il est essentiel de vérifier très fréquemment le titre des liqueurs hydrotimétriques.

IV. — Observations personnelles dans la nature.

On trouvera dans le tableau III un certain nombre de données résumant les résultats d'observations et de mesures effectuées depuis plusieurs années dans différentes régions. De l'ensemble de ces observations, comportant environ 500 dosages, je me suis borné à extraire, pour les indiquer à titre documentaire, les valeurs les plus élevées ou les plus faibles de la teneur en Ca observées dans les stations de divers Cladocères. Je pense qu'elles pourront être utiles comme point de comparaison et elles me conduisent dès maintenant à quelques remarques particulières.

Je n'ai tenu compte que des données provenant des stations

observées de façon suivie, ou d'élevages au laboratoire. En effet, des mesures effectuées dans une station explorée au passage peuvent traduire un état de choses éphémère ou récemment installé, n'ayant encore eu de ce fait aucune action appréciable sur l'évolution de la faune.

En examinant les observations ainsi rassemblées, j'ai cherché d'abord à vérifier, dans le domaine exploré, différentes affirmations des auteurs, évoquées au début de ce chapitre. Les résultats de cet examen ne présentent un intérêt que sur quelques points de détail. Aussi les résumerai-je très rapidement.

1. — *Influence du magnésium.*

Dans aucune des très nombreuses stations où j'ai dosé cet élément, je n'ai trouvé une valeur supérieure à 30 mgr./litre, et cela toujours en présence d'un grand excès de calcium. Les données d'observations que je possède actuellement me conduisent à penser que *la teneur en magnésium ne doit pas intervenir fréquemment comme facteur limitant la répartition des Cladocères, même si l'on tient pour bien établie la sensibilité particulière attribuée à certaines espèces vis-à-vis de cet élément.* Cette question cependant mériterait d'être examinée à la lumière d'observations nouvelles dans d'autres domaines géographiques.

2. — *Influence du calcium.*

a) *Teneurs maxima observées dans les stations de quelques espèces.*

Je n'ai récolté *Acantholeberis curvirostris* et *Streblocerus serri-candatus* que dans des eaux particulièrement décalcifiées, telles que celle des eaux tourbeuses des environs de Besse-en-Chandesse, où la teneur en calcium est comprise entre quelques milligrammes par litre et des traces à peine décelables par le procédé que j'utilisais. Ces eaux sont en même temps, on l'a vu, très acides.

J'ai trouvé *Macrothrix laticornis* et *Macrothrix hirsuticornis* dans des stations où la teneur en sels de chaux était nettement plus élevée, tout en restant inférieure à 30 mgr./litre. Le maximum

observé pour la première espèce est 28 mgr. 5 au Domaine des Etangs en Brenne (en présence d'un $pH = 7,6$) ; pour la seconde il est de 23 mgr. 2 (en présence d'un $pH = 7,4$ à l'Etang de Bellevue, en Brenne également).

Il semble donc bien que la teneur du milieu en calcium soit un facteur susceptible de limiter la répartition de ces espèces.

Cas de *Daphnia pulex*. — Je me suis attaché longuement à l'étude du cas de *Daphnia pulex*.

A Neuvy-Saint-Sépulchre et à Greffiers, j'observe depuis longtemps plusieurs mares à pH toujours supérieur à 7, allant jusqu'à 8,5, et où la teneur en CaO est comprise entre 60 et 180 mgr./litre environ ; la forme typique de *Daphnia pulex* y abonde et s'y perpétue sans interruption depuis de nombreuses années. Telles sont, dans la première localité, la Fosse à Buret, la Fosse Longue du Pavillon, des flaques et plusieurs mares de jardins ou de cours de ferme à la Gourdonnerie ; dans la seconde, la Mare de l'Eglise et la Mare carrée. Une teneur encore plus élevée en sels de calcium (figurant dans le Tableau III) a été trouvée dans un petit bassin non loin de Neuvy-Saint-Sépulchre (235 mg./l.).

D'autre part, j'ai pu entretenir au laboratoire pendant la durée de nombreuses générations, généralement pendant deux à trois mois ou plus, des élevages de la même *Daphnie* dans des milieux encore plus riches en calcium. La température était celle du laboratoire (18° à 19°). Le milieu était constitué soit par de l'eau des canalisations additionnée d'infusion de crottin de cheval, soit par de l'eau de flaque ou de mare. Chaque récipient contenait 500 centimètres cubes de liquide. On laissait ces milieux, riches en microorganismes divers produisant une grande quantité de gaz carbonique, se concentrer progressivement à la température du laboratoire. Dans ces conditions, on voit en général la « dureté » en calcium augmenter rapidement ; on laissait la concentration se poursuivre jusqu'à des teneurs en calcium très élevées (maximum observé 282 mgr. 5) dont les *Daphnies* s'accommodaient parfaitement. La nourriture était constituée par des Bactéries et par des Algues variées provenant, par centrifugation, d'eau de mares à *Daphnies* ou de diverses cultures qu'a bien voulu me procurer à plusieurs reprises M. LEFEVRE. J'ai fait de nombreux élevages dans ces conditions et toujours avec le même résultat : la population de *Daphnia pulex* augmente d'abord rapidement, à partir des cinq ♀

TABLEAU III. — Valeurs les plus élevées et les plus faibles de la teneur en Ca observées dans les stations de différents Cladocères.

Stations	Teneur en Ca (en mgr. de CaO par litre)		Observations
	Maxima	Minima	
Stations de <i>Daphnia pulex</i> f. typique	235,1	0,9 à 2,5	Les valeurs maxima se rapportent ici à la même station tandis que les valeurs minima se rapportent à des stations différentes.
Stations de <i>Daphnia longispina</i> typica	183,2	3,75	
Stations de <i>Moina brachiata</i>	191,4	36,8	
Stations de <i>Simocephalus vetulus</i> .	204,3	2 à 3	
Stations de <i>Simocephalus serru- latus</i>	23,5		
Stations de <i>Ceriodaphnia megops</i> .	61,4	6,4	
Stations de <i>Ceriodaphnia reticu- lata</i>	158,4		
Stations de <i>Ceriodaphnia pul- chella</i> .	182,4	3 à 5	
Stations de <i>Scapholeberis mucro- nata</i>	182,4	2 à 4,5	
Stations de <i>Eurycercus lamellatus</i>	182,4	6,5	
Stations de <i>Acroperus harpæ</i>	182,4	8,5	Id. Id.
Stations de <i>Ceriodaphnia rotunda</i>	192,3	43,2	
Stations de <i>Camplocercus recti- rostris</i>	178,2	21	
Stations de <i>Alona affinis</i>	178,2	2,5 à 3,5	
Stations de <i>Bosmina longirostris</i> f. typica	178,2	3 à 4	
Stations de <i>Peracantha truncata</i>	124,3	5,5	
Stations de <i>Chydorus sphaericus</i>	208,4	2 à 3	
Stations de <i>Macrothrix laticornis</i> .	28,5	15,8	
Stations de <i>Sida crystallina</i>	112	traces	
Stations de <i>Diaphanosoma bra- chyurum</i>	112		

parthénogénétiques introduites dans chaque vase, puis se maintient florissante aussi longtemps qu'on lui fournit une nourriture suffisante. On peut éventuellement, pour éviter l'apparition de la sexualité, repiquer l'élevage de temps en temps dans un milieu neuf de dureté en calcium approximativement égale. Mais j'ai conservé souvent pendant plusieurs mois sans repiquage des populations de *Daphnies* dans ces milieux riches en calcium ; parfois la sexualité n'apparaissait pas ; le plus souvent cependant une crise sexuelle survenait, favorisée par l'accumulation des animaux, sans d'ailleurs que cesse complètement la reproduction parthénogénétique ; puis l'élevage repartait, la population se multipliait de nouveau sans présenter de tendance à la disparition ni même aucun signe d'affaiblissement ou de dégénérescence. Dans tous les cas, ces diverses particularités, de même que le rythme de la multiplication de la population, s'avéraient sans rapport direct avec la teneur en calcium mais dépendaient essentiellement à la fois de la nourriture fournie et du volume d'eau dont disposait, à un instant donné, chaque *Daphnie*. Ces résultats me paraissent s'accorder difficilement avec les conclusions de TAUSON (1931) constatant une influence de la concentration du milieu en calcium sur le développement d'une population de *Daphnia pulex*.

Comment expliquer cette divergence ? Serait-ce une question de variété ou de race locale de *Daphnia pulex* ? Cela n'est certainement pas impossible ; mais, étant donné ce qu'on sait déjà de la grande tolérance de diverses espèces du genre *Daphnia* (*cucullata*, *longispina*, *magna*) vis-à-vis de teneurs très élevées en calcium, l'existence de races ou variétés de *Daphnia pulex* particulièrement sensibles aux variations de la concentration en cet ion présenterait un intérêt spécial et mériterait d'être confirmée ; peut-être en est-il ainsi de la variété *obtusa* Kurz que l'on trouve effectivement localisée à des stations peu calcaires. D'autres explications des résultats de TAUSON pourraient cependant être envisagées ; en ajoutant au milieu d'élevage les solutions de CaCl_2 , TAUSON modifie non seulement la concentration en calcium, mais encore la concentration totale ; or les Cladocères sont au moins aussi sensibles aux variations de ce dernier facteur qu'aux variations de la teneur en calcium considérée individuellement. Ainsi les effets constatés seraient attribués à tort au seul ion Ca.

Ce qu'on peut affirmer, en tout cas, c'est qu'au moins les variétés

de *Daphnia pulex* les plus communes (en réservant pour une étude particulière le cas de la variété *obtusa*) peuvent exister en abondance dans des eaux très calcaires ; si l'élévation de la teneur en calcium peut limiter la répartition de ces variétés, ce ne saurait être que dans des circonstances tout à fait exceptionnelles.

Autres Cladocères. — Pour la plupart des autres espèces figurant dans ce travail, je me contenterai de renvoyer au tableau III où se trouvent rassemblées les données relatives aux stations les plus riches en sels de calcium. *Il ne s'agit certainement pas là de valeurs limites* et je donne ces chiffres simplement à titre documentaire. Ils montrent que beaucoup de Chydoridæ, aussi bien que les Daphnidæ sont certainement capables de vivre en présence de très fortes teneurs en calcium. La grande sensibilité manifestée à ce point de vue par quelques espèces (*Holopedium*, *Macrothrix*, etc.) reste donc une particularité très remarquable dont il y aura intérêt à préciser la nature exacte.

Enfin, avant de terminer ces brèves remarques, j'indiquerai encore que j'ai récolté *Bosmina longirostris* surtout dans des étangs assez riches en calcaire. Cependant cette espèce a été trouvée quelquefois jusque dans les Hochmoore. Son meilleur développement dans les étangs de plaine riches en calcium est probablement dû à une influence indirecte, liée à la multiplication de certains microorganismes nutritifs. Quoi qu'il en soit, ce phénomène m'a paru net notamment en Brenne et dans la Banlieue parisienne où j'ai trouvé *Bosmina longirostris* surtout dans les étangs les plus calcaires, comme au Domaine des Etangs. A la Bonne Mare de Greffiers, station pauvre en calcaire, je trouve la même espèce, mais représentée seulement par de rares ♀ que je rattache, avec quelques doutes, à la forme *cornuta*.

b) *Teneurs minima observées*
dans les stations de quelques espèces.

La décalcification très poussée de beaucoup de milieux d'eau douce est-elle, d'autre part, un facteur limitant la répartition de certains Cladocères ? La question est immédiatement résolue par la négative en ce qui concerne les espèces trouvées couramment dans les tourbières typiques, où le calcium n'existe souvent qu'à l'état de traces infimes. Mais par contre l'absence ou la rareté

de certaines autres formes dans ces milieux tourbeux pourrait être liée à la faible teneur en alcalino-terreux, puisque, comme on l'a vu au cours du précédent chapitre, très souvent elle ne paraît pas être déterminée directement par la valeur du pH .

L'examen de la seconde colonne du Tableau III permet d'écarter cette hypothèse en ce qui concerne nombre de formes communes. J'ai trouvé parfois en abondance *Daphnia pulex*, *Daphnia longispina*, *Simocephalus vetulus*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Scapholeberis mucronata*, *Alona affinis*, *Peracantha truncata*, *Chydorus sphaericus*, *Diaphanosoma brachyurum* dans des stations ne contenant que quelques milligrammes de calcium par litre et quelquefois des traces seulement. En fait, la plupart des Cladocères, sinon tous, peuvent certainement habiter des eaux extrêmement pauvres en calcium. On n'observe ici rien qui soit comparable, même de loin, aux exigences manifestées, selon WUNDSCH, par *Gammarus pulex*.

Cependant on remarque assez souvent que, dans des stations très décalcifiées, des populations de certains Cladocères présentent un aspect peu florissant. J'ai observé des faits de ce genre dans différentes stations du massif granitique du Neouvielle avec, par exemple, *Daphnia pulex* (dans des flaques sur le plateau d'Aumar), *Simocephalus vetulus* et *Daphnia longispina* (dans le Laquet Inférieur d'Orédon).

Dans le Laquet Inférieur (entre Orédon et Aumar) *Daphnia longispina* était assez abondante, représentée par des ♀ parthénogénétiques ayant peu d'œufs dans les poches incubatrices et remarquables par leur aspect diaphane. Quant à *Simocephalus vetulus*, j'en récoltai seulement quelques exemplaires malgré une patiente et minutieuse exploration; c'était des ♀, sans œuf, d'aspect général chétif, sans aucune gouttelette grasse autour du tube digestif, celui-ci n'étant d'ailleurs que très incomplètement garni d'un détritus brunâtre. En résumé ces espèces étaient manifestement là dans des conditions très peu favorables; l'analyse des divers facteurs montrait d'ailleurs que ni le pH , ni la température ⁽¹⁾ ne pouvaient être rendus responsables de ce fait.

(1) A propos de ce facteur, il y a lieu de préciser que *Simocephalus vetulus* avait été récolté au milieu de touffes de diverses plantes immergées, par 1 m. 50 ou 2 mètres de fond, c'est-à-dire en un point où la température restait relativement constante, contrairement à ce qu'on pouvait observer à la surface du Laquet.

Or, au bord d'un lac d'une vallée voisine (vallée d'Estibère-Sud), à une altitude assez comparable, dans une flaque, les mêmes Cladocères existaient en abondance représentés par des ♀ parthénogénétiques de grande taille, aux poches incubatrices bourrées d'œufs. La différence la plus immédiate entre les deux stations, au point de vue des conditions physico-chimiques, résidait dans la concentration en alcalino-terreux, celle de la flaque stagnante d'Estibère-Sud (8 mgr. 3 par litre en CaO) étant nettement la plus élevée. Corrélativement, on observait dans cette dernière station une microflore plus riche en formes susceptibles d'être filtrées et absorbées par *Simocephalus vetulus* et *Daphnia longispina* : l'examen des tubes digestifs remplis d'une abondante masse de débris verts, ne laissait aucun doute à cet égard. La teneur en alcalino-terreux doit intervenir *de façon indirecte dans la mesure où elle peut influencer les conditions nutritives*, c'est-à-dire dans la mesure où elle est un facteur de développement pour le phytoplancton. On sait en effet qu'une propriété essentielle des alcalino-terreux consiste à fixer le gaz carbonique sous une forme utilisable pour beaucoup d'organismes à chlorophylle ; ils peuvent influencer indirectement de cette façon la répartition des Cladocères.

V. — Elevage de *Daphnia pulex* en milieu synthétique pauvre en calcium.

En dehors des observations précédentes, j'ai réalisé au Laboratoire des élevages destinés à étudier expérimentalement, dans le cas particulier de *Daphnia pulex*, l'influence de la teneur du milieu en alcalino-terreux.

HUTCHINSON (1933) essayant de constituer un milieu synthétique pour cette Daphnie croit constater qu'elle meurt beaucoup plus rapidement dans des solutions où la teneur en Ca est inférieure à 0,0015 N. A première vue, cette constatation ne concorde guère avec les observations dans la nature ; on vient de voir que l'on peut trouver l'espèce considérée dans des stations présentant une teneur en calcium beaucoup plus faible. Toutefois, il faut, dans la nature, tenir compte des variations importantes et souvent très rapides des conditions du milieu et cela rend fort difficile l'interprétation des faits.

J'ai donc essayé de reprendre cette question par la méthode des élevages en milieu synthétique, en utilisant des solutions contenant très peu de calcium.

*Origine et caractéristiques de la race de Daphnia pulex
ayant servi pour ces expériences.*

La souche de *Daphnia pulex* utilisée provenait d'une mare de Neuvy-St-Sépulchre, la Mare des Entes (pour les caractéristiques de cette station voir p. 184). Il s'agissait d'une forme typique de cette espèce. Cette souche fut d'abord maintenue pendant plusieurs mois en élevage au laboratoire dans un milieu nutritif d'usage courant (infusion de crottin de cheval diluée) à la température de 18°. Grâce à des repiquages très fréquents, évitant toute accumulation des animaux, j'obtenais une reproduction parthénogénétique ininterrompue. Il est bon de noter à ce propos que, dans la station d'origine, j'ai constaté maintes fois l'apparition de la sexualité, de sorte qu'il ne s'agit pas d'une race indéfiniment parthénogénétique comme on en a parfois signalé.

Technique.

La technique suivie pour l'élevage est celle qui a été exposée au chapitre premier (I^{re} Partie). La nourriture est constituée par une culture de *Chlamydomonas aglæformis* cultivé sur le milieu de LWOFF, milieu dans la constitution duquel, comme l'on sait, il n'entre pas de sel de calcium. Pour commencer l'élevage en milieu synthétique, de jeunes femelles ont été séparées, suivant la technique précédemment indiquée, par vingt passages successifs dans des fioles contenant la solution synthétique stérilisée par tyndallisation. Cette solution répondait à la formule suivante :

$\text{PO}^4\text{HNa}^3, 2\text{H}^2\text{O}$	0,08
PO^4HK^2	0,02
CaCl^2	0,005 à 0,004
SO^4Mg	0,003
Fe^2Cl^6	traces
Eau bidistillée	1.000

Premier élevage.

Commencé à partir d'une seule *Daphnia pulex* parthénogénétique, l'élevage se développe d'abord dans de très bonnes conditions. Les Daphnies ont un comportement absolument normal ; la reproduction continue à se faire uniquement par parthénogénèse, les pontes sont de 8 à 12 jeunes ♀ pendant les deux premières générations et se succèdent régulièrement à des intervalles moyens de 60 à 80 heures à partir du neuvième ou dixième jour.

L'aspect des individus adultes est des plus florissants ; de nombreuses gouttelettes de graisse s'accumulent autour du tube digestif ; de plus, constatation intéressante, pendant les deux premières générations *la taille moyenne croît*. Il est bon de rappeler que la *Daphnie* isolée au début de ces expériences provenait d'un élevage en milieu non défini assez peu favorable où la taille moyenne de la population s'était progressivement réduite, n'atteignant plus que les deux tiers environ de la taille moyenne de la souche originelle, observée dans la nature à la même époque. A partir de la troisième génération dans le milieu synthétique, la taille moyenne reste pratiquement stable jusqu'à la fin des essais.

La reproduction parthénogénétique diminue sensiblement à partir de la troisième génération. Cette diminution se produit de la façon suivante : les ♀ les plus fécondes donnent toujours, comme précédemment, 10 à 14 œufs par ponte ; mais la proportion des ♀ donnant très peu d'œufs (2 à 4 par ponte) augmente, d'où un abaissement de la moyenne ; puis les choses se stabilisent en cet état jusqu'à la fin de l'expérience.

La reproduction sexuée n'apparaît à aucun moment, même dans certains tubes où je laisse intentionnellement s'accumuler les Daphnies pendant deux générations.

L'élevage est ainsi maintenu pendant environ deux mois et demi, de fin avril au début d'août. Il est interrompu à cette époque sans que j'aie observé de signes d'affaiblissement ou de « dépression » de la souche, ni d'altération du type morphologique.

Deuxième élevage.

L'élevage précédent avait été réalisé dans des tubes de verre ordinaire. Un second était entrepris parallèlement avec le même

milieu et dans les mêmes conditions, mais dans des tubes de verre pyrex. Le pH du milieu variait de 6,9 à 7,1. Voici, brièvement rapportés, les résultats de cet élevage.

Les premières générations furent aussi florissantes que dans le verre ordinaire. A partir de la troisième génération, la reproduction parthénogénétique diminue sensiblement. Tandis que certaines ♀ continuent à se montrer relativement fécondes (4 à 5 pontes de 7 à 10 œufs) la proportion de ♀ stériles ou très peu fécondes donnant, par exemple, deux pontes de 1 à 3 œufs seulement, augmente beaucoup. Dans le même temps, la mortalité augmente parmi les jeunes ; nombre de ceux-ci meurent avant la maturité sexuelle. L'intervalle moyen entre les mues reste d'ailleurs normal et la *reproduction sexuée n'apparaît, ici encore, à aucun moment*. La cinquième génération est assez peu abondante et la sixième s'éteint sans postérité. Ainsi les résultats sont ici nettement moins favorables que dans l'essai précédent.

Troisième élevage.

J'ai alors recommencé, dans les mêmes conditions et dans des tubes identiques, mais avec une nouvelle souche, un nouvel élevage. Le nombre de jeunes par pontes diminue à partir de la quatrième génération, mais moins que dans l'élevage ci-dessus. La proportion de ♀ stériles reste faible. L'expérience se poursuit avec une reproduction parthénogénétique modérée se maintenant au taux de 4-5 œufs par ponte jusqu'à la septième génération. L'élevage est interrompu à ce moment sans qu'on ait constaté d'apparence de « dépression ». Ici encore, notons en passant qu'à aucun moment la reproduction sexuée n'est apparue. Cependant, dans certaines fioles, je laissais s'accumuler abondamment les *Daphnies* (jusqu'à 25 ou 30 par fiole dans certains cas).

Discussion des résultats de ces élevages. *

La réussite du troisième élevage conduit à admettre que les résultats défavorables du second n'étaient pas liés à la constitution chimique du milieu. On doit certainement les attribuer au fait que la lignée utilisée dans cet élevage présentait une moindre résistance.

Quant à la réduction de la reproduction parthénogénétique,

réduction constatée dans tous les élevages après les premières générations, elle était simplement, à mon avis, une conséquence de l'uniformité de la nourriture. On constate en effet couramment qu'une nourriture variée favorise l'obtention d'élevages florissants, avec reproduction plus abondante.

De toute façon, il apparaît que le milieu synthétique utilisé permet le développement de *Daphnia pulex* et sa perpétuation par reproduction parthénogénétique ⁽¹⁾. On peut donc conclure de ces expériences :

1° Que dans les essais de HUTCHINSON pour la constitution de milieux synthétiques, l'abaissement de la teneur en calcium au-dessous de 0,0015 N n'était certainement pas responsable de la mort des *Daphnies* avant que celles-ci aient donné une seconde génération.

2° Que l'espèce considérée peut sans nul doute vivre et se perpétuer dans les stations naturelles ne contenant que des traces très faibles de calcium, à la condition bien entendu d'y trouver une nourriture appropriée.

Par conséquent, la relative rareté de cette forme dans les tourbières ne doit pas être attribuée à la « décalcification » plus ou moins poussée de ces stations.

D'un point de vue plus général encore, ces résultats confirment donc le fait que la teneur en calcium ne doit pas entrer en ligne de compte, *du moins si l'on considère seulement son influence directe*, pour limiter la dispersion de cette *Daphnie* dans la nature.

(1) Je puis ajouter qu'en dehors des essais précédents, j'avais entrepris des élevages de la même *Daphnie* dans des milieux « sans calcium » c'est-à-dire des milieux dans la formule constitutive desquels on n'introduit pas cet élément. J'ai obtenu ainsi plusieurs générations parthénogénétiques sans difficulté. Mais comme ces élevages avaient été réalisés dans de la verrerie ordinaire, le milieu contenait certainement des traces de calcium provenant du verre et difficiles à évaluer. C'est pourquoi je ne crois pas devoir faire davantage état de ces résultats, ceux des élevages exposés ci-dessus étant suffisants pour conduire à des conclusions au point de vue écologique.

CHAPITRE III

INFLUENCE DES MATIÈRES ORGANIQUES ET DES PRODUITS DE LEUR DÉCOMPOSITION

I. — Données générales et méthode de travail.

L'existence de relations étroites entre la répartition de nombreux Cladocères et l'apparence plus ou moins polluée des stations, l'activité des processus de fermentation, la nature et l'abondance des déchets organiques a été entrevue depuis longtemps. On a remarqué, par exemple, que *Daphnia pulex* habite pour ainsi dire uniquement des flaques recevant un apport abondant de matières excrémentielles (LITYNSKI, 1917; SPANDL, 1925) et j'ai moi-même constaté (PACAUD, 1933) que cette relation est très étroite; l'observation prolongée de mares dont l'environnement est périodiquement modifié par le cycle des cultures montre, en effet, que l'apparition de *Daphnia pulex* se produit seulement lorsque ces stations sont utilisées comme abreuvoirs, ou lorsqu'on place un fumier dans leur voisinage immédiat. *Daphnia magna* est également considérée, par les auteurs de l'Europe centrale et nordique tout au moins, comme une forme caractéristique des abreuvoirs de village. De même, dans toutes les régions que j'ai explorées, j'ai noté que *Moina brachiata* habite uniquement les flaques où s'ébattent les canards et les oies. Des observations prolongées montrent que cette localisation n'est pas uniquement la conséquence du transport des œufs de *Moina* par les volatiles, mais que la présence permanente de ces derniers, enrichissant le milieu en matières organiques et en détritits en suspension, intervient de façon décisive (PACAUD, 1938).

Dans le même ordre d'idées, je noterai encore une localisation particulièrement remarquable, celle de *Ceriodaphnia rotunda* parmi les débris de *Lemna*. J'ai constamment trouvé cette espèce en présence de Lentilles d'eau, et cela aussi bien à Neuvy (Mare de la Scierie, Fosse Augay à la Gourdonnerie, Mare du Terrier, Mare

du pré des Violettes, Fosse Demenais) qu'aux environs de Rambouillet (Mare La Cave, Mare Noire à Greffiers) et près de Paris (Etang de Villeneuve, Etang d'Ursine, Mare Saint-Leu). Pour expliquer cette localisation, on pense d'abord, comme dans le cas de *Moina brachiata*, au transport des œufs ou même des individus adultes (Rox, 1932) par les oiseaux aquatiques. Les Lentilles d'eau et la *Ceriodaphnia* seraient introduites ensemble dans les stations. Cela est possible et même probable. Mais on ne peut expliquer complètement ainsi l'étroite association observée. En effet : 1° dans une station où *Lemna minor* n'envahit que des anses limitées (Mare La Cave, Etang de Villeneuve, Mare du Pré des Violettes) on observe que *Ceriodaphnia rotunda* reste également confinée en ces anses ; 2° quand la Lentille d'eau est détruite et la vase qui en provient enlevée, la *Ceriodaphnia* disparaît de la station. Il y a bien une relation constante entre la présence de cette vase et celle du Cladocère envisagé.

Quoique des localisations aussi électives n'aient pas été fréquemment signalées, tous les auteurs sont certes bien d'accord pour attribuer une grande influence à la quantité et à la nature des matières organiques présentes dans le milieu. Il apparaît avec certitude qu'il y a là des relations dont l'étude détaillée présente une importance particulière pour l'écologie des animaux qui nous intéressent. Mais dès qu'on veut aller plus loin que les remarques empiriques énumérées ci-dessus, préciser ces relations, introduire dans cette étude la mesure des facteurs agissants, le problème se révèle fort complexe et les interprétations contradictoires se multiplient.

Cela tient d'abord à l'existence de races locales se comportant réellement d'une manière différente vis-à-vis des mêmes conditions du milieu ; mais cela peut être dû aussi au fait qu'on n'a pas toujours suffisamment précisé ces conditions.

Ce dernier cas se présente, notamment, lorsqu'il s'agit de définir une « eau polluée ». Pour cela on peut se contenter d'examiner l'aspect de l'eau et son renouvellement plus ou moins marqué, de constater l'arrivée d'un égout ou la présence de troupeaux dans le voisinage ; ou bien, on peut rechercher par l'analyse la présence de substances organiques et des produits caractéristiques de leur décomposition.

Beaucoup d'observateurs se sont bornés aux indications du

premier examen, n'hésitant pas à classer les animaux aquatiques, d'après ces données plus que superficielles, dans le système de Saprobie, d'une manière que l'on peut qualifier très justement selon l'expression de MINDER (1938, p. 289), d'intuitive (gefühlsmässig). Il est bien évident qu'une classification ainsi effectuée offre peu de garanties. Les deux modes d'investigation, observation directe et analyse chimique, doivent être utilisés simultanément si on veut éviter de sérieuses erreurs d'interprétation. J'en donnerai immédiatement deux exemples :

La Mare La Cave à Greffiers (voir description détaillée p. 175) est une flaque absolument stagnante qui sert d'abreuvoir et de lavoir aux fermes voisines. On aperçoit toujours des fientes de bovidés en différents points du pourtour. L'examen superficiel conduirait à classer cette station dans la catégorie des eaux polluées de village. Cependant la faune de Cladocères que l'on y trouvait pendant l'été de 1936, *Scapholeberis mucronata*, *Chydorus sphericus*, *Daphnia longispina*, *Ceriodaphnia rotunda*, n'est pas celle qu'on observe d'habitude dans les stations de ce genre. Or, l'analyse chimique révélait effectivement une teneur en phosphates relativement faible, de 0 mgr. 35 à 0 mgr. 015 de P^2O^5 par litre, sauf en des zones très limitées, points de déversement d'ordures ménagères où l'on trouvait 0 mgr. 90. La teneur en NH^3 restait partout inférieure à 1 milligramme par litre. Quant aux nitrites, on n'en trouvait que des traces dans les régions les plus riches en phosphates. Ces conditions sont très différentes de celles qu'on observe dans les autres abreuvoirs du même village. Ceux-ci sont beaucoup plus riches en P^2O^5 et NH^3 et le Cladocère qu'on y récolte de façon constante est une autre espèce, *Daphnia pulex*.

Voici un second exemple pris à Neuvy-Saint-Sépulchre. La Fosse Augay est une petite mare ombragée, située dans un jardin, entourée de grillage, éloignée de toute écurie. L'eau est claire, *Simocephalus vetulus* y abonde. En 1935 apparaît *Daphnia pulex* sans que les conditions du milieu semblent modifiées d'après l'examen superficiel. Mais l'analyse révèle une augmentation brusque et considérable de la teneur en phosphates, sels ammoniacaux et nitrites. Guidé par ces indications, je découvre l'existence d'infiltrations provenant d'un fumier récemment installé dans un champ voisin et dissimulé par des buissons. Ici encore, l'analyse chimique a permis d'éviter une erreur d'interprétation.

II. — Procédés de dosage. Principe et discussion.

Il reste à savoir quelles opérations d'analyse fourniront les indications les plus utiles. On peut envisager plusieurs méthodes d'investigation.

1. Dosage global des matières organiques dissoutes.

Cette opération consiste à apprécier en bloc la quantité de matières organiques dissoutes en cherchant seulement à savoir si les substances d'origine animale prédominent sur celles d'origine végétale ou inversement. Pour cela on utilise la réduction d'une solution de permanganate de potassium à l'ébullition en milieu acide ou alcalin. Les résultats sont exprimés en centimètres cubes d'oxygène fournis par le permanganate. Une eau est considérée comme contenant d'autant plus de matières organiques que son pouvoir réducteur est plus grand et, d'autre part, on peut admettre la règle empirique suivante : si l'eau à analyser est plus réductrice en milieu alcalin qu'en milieu acide, les matières d'origine animale prédominent ; si l'inverse se produit, ce sont les substances d'origine végétale qui sont en plus grande abondance. Cette règle est d'ailleurs très approximative et ne donne, tout bien considéré, que des renseignements fort vagues, au prix d'opérations assez longues et compliquées, comportant deux mesures successives, avec ébullition, refroidissement de l'eau et dosages volumétriques. Après avoir assez longtemps utilisé des mesures de ce genre, selon les indications de DENIGÈS, CHELLE et LABAT (1931, t. II, p. 348), je me suis convaincu du caractère très insuffisant des indications ainsi obtenues. Le procédé peut cependant rendre des services pour des investigations préliminaires. Ainsi, on peut utilement comparer entre eux les chiffres obtenus dans une même station au cours de son évolution ou dans des stations différentes recevant des apports organiques que l'on sait, par ailleurs, être de même nature. Mais dès que l'on veut généraliser, procéder à des comparaisons plus larges en utilisant ces mêmes données, on se heurte aux plus sérieuses difficultés d'interprétation.

Il est bien clair en effet que des substances très diverses et dont l'influence peut être fort différente au point de vue qui nous occupe, sont susceptibles d'avoir un pouvoir réducteur comparable dans les conditions où l'on opère. En outre, il ne faut pas oublier — et c'est

un point sur lequel nous reviendrons d'ailleurs un peu plus loin — que le rôle des matières organiques présentes dans le milieu dépend aussi bien de leur *état physique* que de leur *nature chimique*. Aussi, les dosages envisagés ci-dessus, même perfectionnés considérablement, ne suffiraient-ils pas pour élucider dans son ensemble le problème qui nous occupe et on est finalement conduit à envisager celui-ci d'une façon plus générale.

Supposons un apport assez massif de substances organiques quelconques dans une flaque :

a) les substances introduites peuvent, elles-mêmes, soit présenter une valeur nutritive, soit au contraire être toxiques ou nuisibles d'une autre manière pour les organismes qui nous intéressent. Dans les deux cas, il s'agit d'une action *directe*. On ne possède jusqu'à maintenant, pour les raisons indiquées ci-dessus, que très peu de données précises concernant le côté chimique de ce premier aspect de la question. Son côté physique, par contre, a été abordé à l'occasion de recherches sur le fonctionnement des différents types d'appareil filtrant chez les Cladocères.

b) Mais d'autre part les substances organiques, qu'elles soient dissoutes ou en suspension, peuvent jouer *indirectement* un rôle considérable, lié aux diverses transformations qu'elles subissent dans les stations. Ces transformations, en effet, sont à l'origine de tout un ensemble de phénomènes susceptibles de modifier profondément les conditions du milieu.

Sur ces transformations et les produits qui en dérivent, on peut obtenir des indications beaucoup plus utiles en caractérisant dans les eaux quelques catégories de composés importants, tels que les combinaisons organiques du soufre, du phosphore et de l'azote. On peut aujourd'hui effectuer aisément, sur place, des dosages de cette sorte qui fournissent déjà les renseignements les plus précieux.

2. Quoique n'existant souvent dans les eaux qu'à l'état de traces infimes, les composés solubles du phosphore et de l'azote, n'en ont pas moins une importance biologique considérable. Leur présence en quantité notable est un indice de pollution. D'autre part ils sont utilisés comme éléments nutritifs par un grand nombre de microorganismes. Aussi l'étude de leur distribution dans les stations naturelles doit-elle toujours être considérée comme le complément indispensable de toute recherche relative au rôle des matières organiques.

Jusqu'à une époque assez récente le dosage des phosphates était une opération compliquée. Il fallait d'abord prélever d'importantes quantités d'eau, puis concentrer, précipiter un phosphomolybdate qu'on séchait et pesait. Aussi, les mesures de ce genre étaient-elles peu nombreuses. On en faisait, par exemple, une seule pour tout un lac. Lorsqu'on sait dans quelle proportion peut varier la concentration des phosphates d'un point à un autre de la moindre mare, on comprend que ces dosages n'aient jamais fourni de résultats utilisables au point de vue écologique. Nous possédons actuellement une méthode colorimétrique extrêmement pratique, rapide et sensible, dite méthode céruleo-molybdique qui permet d'apprécier sur place, en quelques minutes, des teneurs en combinaisons phosphorées de l'ordre du milligramme par mètre cube.

L'adaptation de ce procédé aux eaux douces a naturellement permis la multiplication des dosages. La plupart de ceux-ci ont été effectués par des auteurs s'intéressant à la répartition des organismes planctoniques en général ; on peut cependant trouver dans ces travaux quelques indications utilisables pour l'écologie des Cladocères. Citons les recherches de JUDAY, BIRGE, KEMMERER and ROBINSON (1928) et de JUDAY and BIRGE (1931) sur la teneur en phosphore des lacs du Wisconsin, dont ces auteurs ont, à maintes reprises, étudié le zooplancton ; notons également le travail très fouillé de YOSHIMURA (1932) consacré à un petit étang du Japon où existaient deux espèces de Cladocères, celui de HUBAULT (1932) relatif au Lac de Lispach et encore le mémoire de HUTCHINSON, PICKFORD and SCHUURMANN (1932) contenant de nombreuses indications, dosages et observations faunistiques, concernant des stations sud-africaines. Les données ainsi rassemblées sont d'ailleurs d'une valeur très inégale. Il arrive, notamment dans le dernier travail ci-dessus cité, qu'une seule analyse chimique ait été effectuée pour une mare manifestement hétérogène d'après la description même et la liste faunistique fournies par les auteurs. On trouverait beaucoup d'exemples semblables dans la bibliographie.

J'ai procédé depuis plusieurs années à de très nombreux dosages du phosphore soluble, des sels ammoniacaux, des nitrites et des nitrates dans plusieurs centaines de stations de Cladocères. Beaucoup de ces stations ont été l'objet d'observations prolongées dans le but de noter parallèlement les variations de la concentration de ces diverses substances et l'évolution de la faune.

Le dosage des phosphates ou mieux du phosphore soluble a toujours été effectué sur un échantillon d'eau de 100 centimètres cubes. L'outillage est très simple : un colorimètre ordinaire, quelques compte-gouttes, quelques tubes de verre calibrés (modèle tubes de Nessler), trois petits flacons de réactifs. Le principe du procédé, dû à DENIGÈS, est le suivant : si dans une eau contenant une très petite quantité de phosphates on introduit quelques gouttes de chlorure stanneux, en présence d'acide sulfurique et de molybdate d'ammonium, il se développe en 8 à 10 minutes une teinte bleue qui est proportionnelle, dans des limites et des conditions déterminées, à la concentration du phosphore dans l'eau envisagée. Dans la pratique, on a préconisé plusieurs façons d'opérer, différant peu les unes des autres, mais visant à obtenir soit une sensibilité plus grande, soit une plus grande rapidité, soit des réactifs plus stables. Je donnerai ci-dessous les principales références à ce sujet.

Les réactifs à introduire sont l'acide sulfurique, le molybdate d'ammonium et le chlorure stanneux.

Dans le but de simplifier les opérations, on peut, comme l'indiquent DENIGÈS, CHELLE et LABAT (1930, t. I, p. 67) introduire en une seule fois un mélange sulfo-molybdique, puis le chlorure stanneux que l'on prépare en dissolvant, au moment de l'emploi, de l'étain en feuille dans HCl pur, puis en étendant la solution (cf. DENIGÈS et collaborateurs, *op. cit.*, t. I, p. 125). Cependant d'autres auteurs conseillent d'introduire l'acide sulfurique séparément, puis après quelques minutes le molybdate d'ammonium et enfin le chlorure stanneux, après avoir fortement agité. Cette dernière façon d'opérer, dont le seul et minime inconvénient est d'exiger un flacon de réactif supplémentaire, m'a semblé effectivement préférable pour l'usage limnologique (cf. HUBAULT, 1932, p. 339).

R. MAUCHA (1932) préconise également l'usage des trois réactifs introduits successivement; il modifie en outre la préparation de ces réactifs en y introduisant de l'alcool. On obtient, en opérant suivant ses indications, d'excellents résultats : en particulier, la sensibilité du procédé est nettement améliorée. On peut également s'inspirer des indications de JUDAY, BIRGE, KEMMERER and ROBINSON (*op. cit.*), mais toujours en introduisant séparément l'acide sulfurique au demi et la solution de molybdate d'ammonium de la façon suivante :

On prépare :

1° Une solution de molybdate d'ammonium en dissolvant 10 grammes de molybdate pur dans 100 centimètres cubes d'eau distillée.

2° 100 centimètres cubes de SO_4H_2 , dilué au demi.

(Ces deux réactifs préparés séparément se conservent bien).

3° Une solution de SnCl_2 obtenue en dissolvant à chaud 1 gramme d'étain en feuille dans 20 centimètres cubes de HCl concentré; on ajoute 2 à 3 gouttes de SO_4Cu à 5 o/o, on dilue dans 100 centimètres cubes d'eau distillée et on ajoute quelques petits copeaux d'étain. Cette solution doit être préparée peu de temps avant l'emploi.

100 centimètres cubes de l'eau à analyser sont introduits dans un tube de Nessler bien propre. On ajoute 0 cm³ 5 de la solution de molybdate et 1 cm³ 5 de SO_4H_2 au demi, puis 3 à 4 gouttes de SnCl_2 . Agiter, puis attendre 5 à 10 minutes avant de comparer la coloration avec celle des tubes étalons, obtenus en traitant de la même manière une solution de PO_4KII_2 de titre connu et convenablement diluée. On peut également utiliser des étalons stables préparés à l'avance en tube scellé (DENIGÈS, *op. cit.*, t. I). Tubes et flacons utilisés doivent être en pyrex et très soigneusement lavés d'abord à l'eau distillée puis plusieurs fois avec l'eau à analyser.

Pour la discussion des causes d'erreurs dont les principales sont dues à la présence de silicates ou de sels de fer en grande quantité, on pourra consulter les différents auteurs cités et en particulier DENIGÈS, CHELLE et LABAT (*op. cit.*, t. I, p. 125 et t. II, p. 350) ⁽¹⁾. En présence de quantités notables de fer, ce dernier ouvrage recommande de remplacer l'étain par le cuivre. Il est bon de faire, pour chaque dosage, deux déterminations simultanées et de ne retenir le résultat que lorsque la teinte obtenue est identique dans les deux tubes.

Les résultats sont exprimés, selon les auteurs, en P_2O_5 , en PO_4 ou encore en P (unité mgr. par litre).

Remarque. — Il convient de noter qu'on opérant ainsi, c'est-à-dire en traitant directement l'échantillon à analyser par le réactif sulfo-molybdique et le chlorure stanneux, on ne décèle pas tout le phosphore qui peut se trouver dans l'eau étudiée. La teinte bleue obtenue de cette façon correspond seulement à ce que l'on appelle le « phosphore soluble » ou phosphore des phosphates dissous. Il peut encore exister dans l'eau de petites quantités de « phosphore organique » non décelé par cette méthode. Pour doser le phosphore total, on a préconisé un autre procédé. On fait subir à l'échantillon d'eau un traitement préalable (oxydation en milieu acide et deux évaporations successives) puis on applique, comme précédemment, la méthode céruléo-molybdique (JUDAY, BIRGE, KEMMERER and ROBINSON, 1928; TITUS and MELOCHE, 1931). On admet qu'on décèle ainsi l'ensemble du phosphore présent dans l'eau et que l'excès de ce « phosphore total » sur le « phosphore soluble », dosé directement, représente du phosphore sous une forme organique. On voit que la détermination du « phosphore total » entraîne des opérations relativement longues, ne pouvant être effectuées que dans un laboratoire. D'autre part, il semble encore actuellement assez difficile de savoir exactement ce que représente le « phosphore organique » ⁽²⁾ ainsi décelé.

Aussi n'ai-je pratiqué couramment jusqu'à maintenant que le dosage du « phosphore soluble » qui est quelque chose de bien défini et donne déjà des indications très utiles. J'ai cru cependant être utile en signalant ces techniques de l'école américaine et donnant les références ci-dessus.

La recherche des sels ammoniacaux a été faite par nesslerisation. Je n'insisterai pas ici sur ce procédé bien connu, qui se ramène encore à un dosage colorimétrique. Sa description détaillée se trouve dans tous les traités d'analyses des eaux. On pourra se reporter notamment, pour la préparation du réactif de Nessler et pour la façon de procéder au dosage, aux indications de DENIGÈS et de ses collaborateurs (*op. cit.*) ⁽³⁾.

Je n'ai pas procédé dans les présentes recherches à un dosage véritable des nitrites et des nitrates. Je me suis borné à une appréciation approximative de la concentration de ces composés par les procédés colorimétriques courants. Pour

⁽¹⁾ Il pourra être également intéressant de se reporter aux *Rapports et procès-verbaux du Conseil permanent pour l'exploration de la Mer* (vol. 53), 1928. On sait en effet que ces procédés d'analyses ont été surtout utilisés au début en Océanographie et ont alors fait l'objet de descriptions et discussions détaillées.

⁽²⁾ Ce phosphore dit « organique » comprend peut-être en effet une petite quantité de phosphore minéral qui serait présent sous une forme autre que les phosphates (TITUS and MELOCHE, 1931).

⁽³⁾ Il existe plusieurs formules de ce réactif donnant des liqueurs de sensibilité et de stabilité inégales (Cf. DENIGÈS, CHELLE et LABAT, 1930, t. I, pp. 65-66 et 213; t. II, pp. 46 et 607).

les nitrites, j'ai utilisé le réactif de GRIESS, ou le réactif hydro-strychnique en présence d'acide nitrique suivant les indications de DENIGÈS et de ses collaborateurs (*op. cit.*). Lorsque l'eau contient également des nitrates, on observe, avec le réactif hydro-strychnique une augmentation de l'intensité de la coloration après addition d'acide sulfurique pur. On compare les deux teintes successives avec des étalons obtenus en traitant de la même manière des solutions titrées.

Je n'ai pas jusqu'à maintenant procédé à la recherche des composés sulfurés.

III. — Observations personnelles.

Un certain nombre d'observations relatives à l'influence des matières organiques et des produits qui en dérivent ont été résumées dans les tableaux IV et V.

Le tableau IV groupe les stations de différents Cladocères d'après les données de l'observation immédiate ; le tableau V les classe d'après les résultats de l'analyse chimique. Ainsi disposés, ces deux tableaux se complètent et doivent être constamment rapprochés et comparés. On remarquera que les indications figurant dans le tableau V ne se rapportent pas à un aussi grand nombre de stations que celles rassemblées dans l'autre. Cependant, des dosages ont été effectués dans presque toutes les stations explorées. Mais je n'ai fait figurer dans le tableau V que les résultats d'analyses pratiquées dans les stations où j'ai pu faire plusieurs déterminations à quelques jours d'intervalle, ou, mieux encore, poursuivre des observations à intervalles réguliers pendant une longue période. C'est à cette condition seulement, en effet, qu'il est possible de classer correctement les différentes pièces d'eaux étudiées dans une catégorie précise du point de vue de leur richesse en « sels nutritifs ». Chacune des indications du tableau V résume donc en réalité toute une série de dosages et d'observations. Quant aux résultats des mesures isolées ou jugées trop peu nombreuses pour permettre de situer avec certitude les autres stations sur le tableau, elles peuvent cependant être parfois utiles et je les rappellerai dans le texte au cours des brefs commentaires qui vont suivre.

Remarquons enfin que les subdivisions du tableau V, classant les stations d'abord d'après leur teneur en phosphore soluble, puis d'après leur richesse en sels ammoniacaux et enfin d'après leur teneur en nitrites et nitrates, ont été établies en tenant compte de diverses données empiriques, de façon que chaque colonne corres-

TABLEAU IV. — Distribution de quelques Cladocères et matières organiques dans le milieu.

Stations Cladocères	Eaux stagnantes			Eaux renouvelées		
	Abreuvoirs ou lavoirs		Mares de jardins. Bassins. Rivages d'étangs éloignés des pâturages	Abreuvoirs ou lavoirs	Eaux faiblement polluées	
	Pollution très accentuée Pas de végétation supérieure	Pollution marquée. Abondante végétation supérieure	Pollution très faible. Abondante végé- tation supérieure. Prédominance des débris végétaux	Pollution marquée Abondante végétation supérieure	Pollution faible. Courant peu sensible	Pollution très faible. Courant marqué (ruisselets, émissaires d'étangs)
<i>Daphnia pulex</i> forme typique	43	17	4	5	0	0
<i>Daphnia magna</i>	2	0	4	0	0	0
<i>Daphnia longispina typica</i>	0	2	4	2	2	3
<i>Moina brachiat</i>	14	1	0	0	0	0
<i>Moina rectirostris</i>	2	0	0	0	0	0
<i>Simocephalus vetulus</i>	0	12	20	4	7	18
<i>Simocephalus serrulatus</i>	0	0	4	0	2	0
<i>Ceriodaphnia reticulata</i>	0	11	4	0	0	0
<i>Ceriodaphnia rotunda</i>	0	8	4	1	1	1
<i>Ceriodaphnia megops</i>	0	0	1	2	9	8
<i>Ceriodaphnia pulchella</i>	0	0	3	1	2 ^a	3

<i>Scapholeberis mucronata</i>	0	2	13	1	4	2
<i>Eurycerus lamellatus</i>	0	0	0	1	0	7
<i>Chydorus sphaericus</i>	1	10	15	6	3	10
<i>Peracantha truncata</i>	0	1	2	1	5	9
<i>Pleurocus trigonellus</i>	0	0	0	0	4	2
<i>Alona affinis</i>	0	0	1	1	4	5
<i>Alona quadrangularis</i>	0	0	0	0	1	0
<i>Alona ostata</i>	0	0	0	0	1	1
<i>Acroperus harpæ</i>	0	0	1	1	6	3
<i>Camplocerus rectirostris</i>	0	0	0	1	3	2
<i>Graptoleberis testudinaria</i>	0	0	0	0	1	0
<i>Leydigia Leydigii</i>	0	0	2	0	0	0
<i>Macrothrix hirsuticornis</i>	0	0	0	0	0	3
<i>Macrothrix laticornis</i>	0	0	1	0	3	0
<i>Streblocerus serricaudatus</i>	0	0	3	0	0	0
<i>Acantholeberis curvirostris</i>	0	0	3	0	0	0
<i>Bosmina longirostris</i>	0	0	0	1	1	4
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	0	0	1	1	2	2
<i>Sida crystallina</i>	0	0	0	2	4	3
<i>Polyphemus pediculus</i>	0	0	0	0	2	0

Les chiffres figurant dans les colonnes représentent le nombre des stations où l'on a trouvé chaque espèce.

ponde approximativement à l'un des types naturels de petites stations les plus couramment observés.

Cela dit, j'examinerai les indications que l'on peut tirer, pour chaque espèce, du rapprochement des données fournies par ces différentes sortes d'investigations.

Commentaires sur les observations.

Daphnia pulex. — Dans les régions que j'ai explorées, ce Cladocère est incontestablement le plus caractéristique des flaques stagnantes souillées de déchets d'origine animale. Ce fait n'est pas, certes, inattendu, mais le tableau IV le met en évidence de façon particulièrement nette et apporte différentes précisions. La presque totalité des stations de cette espèce (60 sur 69) est constituée par des abreuvoirs typiques ou des lavoires à eau stagnante et principalement par les stations de cette catégorie qui sont dépourvues de toute végétation aquatique. On trouve encore quelquefois la même *Daphnie* dans des abreuvoirs où l'eau est légèrement renouvelée. Enfin, je l'ai récoltée, mais très rarement, dans des flaques stagnantes relativement peu polluées. Par contre je ne l'ai jamais rencontrée dans des ruisselets et des étangs à eau propre. Elle semble indifférente à la plus ou moins grande abondance et à la nature des débris végétaux, dans certaines limites cependant, puisque on a vu au chapitre I que l'accumulation de certains composés humiques paraît lui être défavorable.

L'examen du tableau V confirme ces indications et donne des précisions nouvelles. Dans toutes les stations de cette espèce, sauf trois, le dosage révèle une forte teneur en phosphore soluble et en sels ammoniacaux (presque toujours plus de 1 mgr./litre de P_2O_5 et de NH_3). L'accumulation plus ou moins marquée des nitrites et des nitrates semble sans influence. Manifestement, c'est l'intensité de la pollution plutôt que sa nature (volailles, bovidés ou chevaux) qui intervient. Nous avons vu, au début de ce chapitre, que ce lien de dépendance est pleinement confirmé par l'observation prolongée du cycle de petites mares changeant périodiquement d'affectation.

Rappelons, enfin, que j'ai récolté des formes particulières du même Cladocère, formes présentant une carène bien développée sur la nuque et pouvant être rapprochées de *Daphnia pulex cris-*

TABLEAU V. — Stations de différents Cladocères et teneur de l'eau en phosphore soluble, sels ammoniacaux, nitrates et nitrates.

Dans les colonnes figure le nombre de stations de chaque Cladocère pour chaque catégorie de milieu.

Phosphore soluble (P ₂ O ₅ mgr. . litre)	Plus de 3 mgr.						3 mgr. à 0 mgr. 5			0 mgr. 5 à 0 mgr. 1			0 mgr. 1 à 0 mgr. 5			0 mgr. 5 à 0 mgr. 1		
	Plus de 5 mgr.			3 mgr. à 1 mgr.			Plus de 5 mgr.			5 mgr. à 1 mgr.			moins de 1 mgr.			1 mgr. 5 à 0 mgr. 5		
	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m	n	o	p	q	r
(Nitrates et Nitrates)	+++	traces	+++	traces	+++	traces ou néant	+++	traces ou néant	+++	traces ou néant	traces ou néant	traces ou néant	traces ou néant	traces ou néant	traces ou néant	traces ou néant	traces ou néant	traces ou néant
Stations de <i>Daphnia pulex</i> f. typique .	6	5	4	4	5	6	10	7	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1
» <i>Daphnia pulex cristata</i> .	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
» <i>Daphnia magna</i> .	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
» <i>D. longispina littoralis</i> .	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
» <i>Moina brachiata</i> .	6	3	1	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
» <i>Simocephalus vetulus</i> .	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
» <i>Simocephalus serrulatus</i> .	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
» <i>Ceriodaphnia reticulata</i> .	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
» <i>Ceriodaphnia megops</i> .	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
» <i>Ceriodaphnia pulchella</i> .	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
» <i>Ceriodaphnia rotunda</i> .	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
» <i>Scapholeberis mucronata</i> .	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
» <i>Euryerereus lamellatus</i> .	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
» <i>Chydorus sphaericus</i> .	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
» <i>Peracantha truncata</i> .	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
» <i>Sida crystallina</i> .	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
» <i>Diaphanosoma brachyurum</i> .	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
Nombre total de stations explorées .	7	6	5	5	5	6	10	12	1	6	9	16	0	5	5	5	5	5

Aucune station observée dans cette catégorie.

tata RAMNER (voir fig. 13). Ces variétés, d'ailleurs assez peu communes, sont localisées dans des stations moins polluées et plus riches en débris végétaux que celles de la forme typique. Leur habitat se rapproche de celui de *Daphnia longispina* variété *litoralis*, avec lequel il se confond même partiellement. Les observations à ce sujet sont encore peu nombreuses, mais très concordantes.

Daphnia magna. — Quoiqu'ayant exploré un très grand nombre d'abreuvoirs de fermes et de villages, en Boischaut, en Brenne et dans la région parisienne, je n'y ai jamais récolté cette espèce, considérée constamment par les auteurs allemands et nordiques comme la forme la plus caractéristique des stations de ce genre. Je dois dire pourtant qu'on me l'a signalée dans deux mares polluées en Ile-de-France; mais personnellement je ne l'ai trouvée que dans quelques petits bassins d'arrosage, par exemple dans l'annexe du jardin de l'Ecole d'Horticulture à Versailles, ou dans des flaques stagnantes peu polluées ⁽¹⁾. Il convient de noter que l'eau de ces stations était toujours très trouble; mais les dosages ne révélaient jamais que des quantités relativement faibles d'acide phosphorique et d'ammoniaque, comme le montre le tableau V. Il y a sans doute chez cette espèce, de même que chez *Daphnia pulex*, des races ou des variétés écologiques ayant des habitats différents. Cependant, les individus que j'ai récoltés ne m'ont pas semblé présenter de particularités morphologiques notables. Elevés dans un milieu synthétique favorable, ils fournissent des lignées tout à fait typiques (voir ci-dessus p. 63) et dont les réactions vis-à-vis du milieu, notamment au point de vue des exigences respiratoires (extrême résistance à l'asphyxie) sont conformes à ce qu'a observé, par exemple, NAUMANN (1934 *b* et *c*) avec des animaux provenant directement d'abreuvoirs à bestiaux. On peut dire, en tout cas, que cette espèce est bien moins répandue que *Daphnia pulex* dans les régions que j'ai explorées; elle y habite des eaux stagnantes toujours riches en détritux en suspension, mais souvent peu polluées et elle n'est nullement cantonnée dans les abreuvoirs.

⁽¹⁾ M. le Professeur P. P. GRASSE a bien voulu m'indiquer qu'il a récolté également cette espèce, en Auvergne, dans les flaques de forêt isolées où prédominaient manifestement les débris végétaux. Il s'agissait de petits trous pleins d'une eau noirâtre, dans une ancienne carrière, entre Lezoux et Saint-Jean d'Heurs, à 25 kilomètres à l'est de Clermont.

Daphnia longispina, formes *typica* et *litoralis*. — On considère généralement que ces formes ont un habitat très comparable à celui de *Daphnia pulex*. Des différences de répartition très nettes existent cependant. Elles apparaissent déjà dans le tableau IV ; on voit que *Daphnia longispina* n'habite pas dans les abreuvoirs les plus typiques, absolument stagnants et dépourvus de toute végétation aquatique. Elle est, en revanche, commune dans des abreuvoirs à eau renouvelée, dans des mares stagnantes très faiblement polluées, flaques de forêt telles que le Trou-aux-Loups à Rambouillet, sablières désaffectées, flaques de carrières comme à la Tuilerie de Saint-Louis, à Neuvy. Enfin, elle existe de façon quasi-constante dans le plancton des petits étangs à eau plus ou moins renouvelée (Etang d'Or et Bonne Mare à Rambouillet, Etangs de Brenne, Petits Laquets de la région d'Oredon, etc., etc.), où l'on ne récolte jamais *Daphnia pulex*.

L'examen du tableau V met encore plus nettement en évidence cette différence d'habitat et montre clairement qu'elle dépend, avant tout, d'une sensibilité plus grande de *Daphnia longispina* à la pollution. Cette espèce est absente dans les stations où l'analyse révèle des teneurs élevées en phosphore soluble et en sels ammoniacaux. Je ne l'ai récoltée qu'une fois (à Neuvy) en présence de quantités assez importantes de nitrites et elle était d'ailleurs peu florissante dans cette station. En revanche, elle pullule dans des mares où la teneur en P^2O^5 et NH^3 reste constamment inférieure à 0 mgr. 5 par litre. En définitive, que l'eau soit ou non renouvelée, cela ne semble pas avoir d'importance, pourvu que les matières excrémentielles et leurs produits de décomposition ne s'accumulent pas en trop grande quantité. Les raisons de cette sensibilité relative seront recherchées ultérieurement et apparaîtront notamment au chapitre traitant de l'influence de la teneur du milieu en oxygène dissous.

Moina brachiata. — J'ai déjà fait allusion à la présence presque constante de ce Cladocère, en été, dans les flaques extrêmement souillées où barbotent les volailles, aux abords immédiats des villas ou dans les cours des fermes. Le tableau IV met en évidence aussi nettement que possible cette remarquable localisation.

Je n'ai jamais eu l'occasion de récolter *Moina brachiata* dans des étangs à eau renouvelée ou dans des ruisseaux. Cependant des espèces voisines, comme *Moina rectirostris* et *Moina macrocopa*, ayant été signalées maintes fois dans des rivières on peut considérer

qu'ici, comme dans beaucoup d'autres cas, la stagnation n'est pas une condition essentielle. Elle n'intervient sans doute que dans la mesure où elle favorise, d'une part, l'élévation de la température, d'autre part l'accumulation des matières excrémentielles que les volatiles, en barbotant, brassent sans cesse, facilitant ainsi leur transformation en composés utilisables. En effet, comme le montre le tableau V, l'analyse révèle généralement dans ces flaques des concentrations très élevées en P^2O^5 et en nitrites ; quant à la teneur en sels ammoniacaux, elle est extrêmement variable, parfois considérable, parfois aussi tombant à des traces par suite de l'intensité du processus de nitrification. On a vu d'autre part que ces flaques ont toujours une réaction alcaline.

A ces caractéristiques chimiques auxquelles il faut joindre des caractéristiques physiques non moins importantes (brassage continu, température élevée) se rattache un type très particulier d'eutrophie-argilotrophie qui conditionne manifestement la présence de *Moina brachiata*. Il est ainsi évident que la répartition de cette espèce dépend étroitement non seulement de l'intensité mais encore du mode de la pollution du milieu. Nous essaierons, à la fin de ce chapitre et dans le chapitre suivant, d'analyser plus complètement la nature de ces liens de dépendance.

Moina rectirostris. — J'ai trouvé moins fréquemment cette *Moina*, toujours dans de petites flaques stagnantes extrêmement riches en argile, mais paraissant moins souillées par les matières excrémentielles que les stations de la précédente espèce. Toutefois le petit nombre des observations et le fait que je n'ai pas procédé à beaucoup de dosages dans ces flaques ne me permettent pas d'accorder une grande valeur à cette simple remarque.

Simocephalus vetulus. — Mes observations très nombreuses relatives à cette espèce rendent possible une analyse beaucoup plus complète des conditions de sa répartition. On la considère généralement comme une forme oligosaprobe. Le détail des faits observés conduit à préciser quelque peu cette notion et à expliquer nombre de particularités de la distribution de ce Cladoçère.

Si l'on s'en tient d'abord aux données du tableau IV, on constate que *Simocephalus vetulus*, tout en étant surtout répandu dans les eaux très peu polluées, stagnantes ou légèrement renouvelées, n'est cependant pas rare dans les abreuvoirs même stagnants, à condition qu'il s'y trouve des débris végétaux. Le tableau V

confirme cette remarque en montrant que cette espèce peut exister dans des stations relativement riches en phosphore soluble et en sels ammoniacaux. J'ajouterai même que, d'après certaines observations, *Simocephalus vetulus* peut être particulièrement florissant dans des stations de ce genre. La présence de fortes quantités de matières organiques d'origine animale n'est donc certainement pas défavorable par elle-même à ce Cladocère à condition : 1° qu'il existe des touffes de plantes ou des amas de brindilles permettant à l'animal de se fixer, au moins à certaines heures, assez loin du fond ; 2° que le milieu ne s'enrichisse pas trop en divers microorganismes ou en particules en suspension. Ce dernier point sera examiné en détail dans le chapitre suivant.

Simocephalus serrulatus. — La répartition de cette espèce paraît, plus encore que celle de la précédente, commandée par la présence de débris végétaux. On a vu déjà que je l'ai trouvée surtout dans des baies tranquilles à eau colorée par les substances humiques, au bord de petits étangs riches en plantes (Bellevue, Domaine des Etangs). Cela est conforme aux observations de LITYNSKI, classant cette espèce parmi les formes tyrphophiles. L'analyse montrait toujours une faible teneur en phosphore soluble et en ammoniacque.

Ceriodaphnia reticulata. — Le tableau IV montre que j'ai trouvé ce Cladocère exclusivement dans des eaux stagnantes qui étaient, le plus souvent, de petits abreuvoirs riches en débris végétaux. Dans ces stations, la teneur en $P^{2}O^{5}$ est généralement comprise entre 3 mgr./litre et 0 mgr. 5/litre, la teneur en NH^{3} restant inférieure à 0 mgr. 5/litre, les nitrites n'existant qu'à l'état de traces.

Ce sont là les caractéristiques d'un état de pollution modérée. Notons en outre, sans essayer pour l'instant de donner une interprétation de ce fait, que dans presque tous les cas observés cette pollution était due à des chevaux et non à des bovidés. Retenons pour l'instant que la présence de débris végétaux, la stagnation et une faible pollution paraissent être les facteurs du milieu essentiels pour le développement de cette espèce.

Ceriodaphnia rotunda est également, avant tout, une forme de petites mares stagnantes ou de baies très tranquilles. J'ai fait allusion au début de ce chapitre à la fréquente et remarquable localisation de cette espèce, au voisinage immédiat de débris de *Lemna* ; ces débris donnent une vase noire dont la décomposition prive souvent le milieu complètement d'oxygène. Le degré de

pollution de l'eau semble par ailleurs sans importance pour cette espèce, du moins tant qu'on reste près des valeurs comparables à celles indiquées pour *Ceriodaphnia reticulata* (Voir tableau V).

Ceriodaphnia laticaudata est une espèce voisine de la précédente. Dans le domaine exploré, cette *Ceriodaphnia* semble présenter un habitat très comparable à celui de *rotunda*. Je l'ai parfois récoltée dans des stations très analogues ou dans d'autres également caractérisées par une vase végétale noirâtre et très pauvre en oxygène.

Ceriodaphnia megops. — D'après les données du tableau IV cette espèce semblerait, à l'encontre des précédentes, préférer des eaux légèrement renouvelées. Je ne l'ai trouvée en effet que dans deux petites flaques stagnantes, et encore convient-il d'ajouter que l'une de ces flaques se trouve sur le trajet d'un fossé où l'eau ruisselle pendant les époques de grandes pluies. Les autres stations étaient des étangs, dans lesquels se déversent des sources parfois importantes comme c'est le cas pour l'Étang des Ecrevisses à Chaville. Cette remarque ne concorde pas avec celles de KRASNODEBSKI (1937). Cet auteur signale en effet qu'il trouve *Ceriodaphnia megops* presque exclusivement dans des flaques stagnantes (6 flaques sur 7 stations explorées). Cette contradiction apparente me paraît explicable par les caractéristiques très différentes des domaines explorés. Toutes les stations où j'ai récolté *Ceriodaphnia megops* sont des eaux de plaine, nettement eutrophes, riches en phytoplancton et non tourbeuses, tandis que la plupart des eaux étudiées par KRASNODEBSKI sont, d'après les indications de cet auteur, d'un type très particulier, eutrophes par certains caractères mais par ailleurs soumises fortement à l'influence de la tourbe. Les résultats du renouvellement de l'eau peuvent être très différents dans les deux cas. Des observations de KRASNODEBSKI, on peut conclure que *Ceriodaphnia megops* s'accommode très bien du confinement en milieu tourbeux ou très fortement humique, tandis que mes propres observations, se rapportant à une toute autre catégorie de stations, semblent indiquer que ce Cladocère redoute davantage que les deux espèces précédentes une forte pollution de l'eau. Les résultats des dosages de phosphore soluble et de sels ammoniacaux confirment cette façon de voir et montrent qu'au point de vue de la sensibilité à la pollution on peut classer cette *Ceriodaphnia* entre les trois précédentes, d'une part, et *Ceriodaphnia pulchella*, d'autre part. Une série d'obser-

vements recueillis à Greffiers, au Trou-aux-Loups, sont également très significatives à cet égard. Cette flaque étant stagnante et les conditions de son environnement peu variables, l'accumulation des matières organiques y est essentiellement fonction des variations du volume d'eau, dues à l'évaporation et aux pluies. Pendant l'été 1936, le niveau de l'eau reste assez élevé, la teneur en phosphore soluble demeure toujours inférieure à 0 mgr. 10 en pleine eau. Le Cladocère planctonique le plus abondant est alors *Daphnia longispina*. *Ceriodaphnia pulchella* fait son apparition tout à fait à la fin de la saison. Durant l'été 1937, l'assèchement est beaucoup plus accentué, le milieu devient très nettement eutrophe, avec grand développement du phytoplancton. La teneur en phosphore soluble dépasse parfois 0 mgr. 25 en eau libre. *Ceriodaphnia megops* a remplacé *Ceriodaphnia pulchella*, tandis qu'apparaissent quelques *Daphnia pulex* (variété à carène développée) parmi la population toujours très abondante de *Daphnia longispina*. Puis, le processus d'assèchement se poursuivant, avec accentuation corrélative de l'activité des fermentations dans la vase, *Ceriodaphnia megops* disparaît avant la fin de l'été, au moment où apparaissent quelques exemplaires de *Ceriodaphnia reticulata*.

Ceriodaphnia pulchella. — D'après le tableau IV on voit que j'ai récolté cette espèce dans trois flaques stagnantes et dans 6 stations à eau plus ou moins renouvelée. Mais il y a lieu de fournir une précision supplémentaire : les 3 stations stagnantes sont des flaques de tourbières (à Besse), les 6 stations à eau renouvelée sont de petits étangs eutrophes de plaine, possédant affluent et déversoir. On fait immédiatement le rapprochement entre ces remarques et ce que l'on vient de voir à propos de l'espèce précédente.

J'ai effectué des dosages dans toutes les stations de *Ceriodaphnia pulchella*. Les résultats sont des plus frappants ; considérées du point de vue de la teneur en phosphore soluble, sels ammoniacaux et nitrites, toutes ces eaux, tourbeuses ou non, stagnantes ou renouvelées, présentent des caractéristiques tout à fait comparables, au point que l'on est amené à les faire figurer presque toutes dans la même colonne du tableau V. L'utilité des indications fournies par les investigations chimiques apparaît ici, me semble-t-il, avec une netteté particulière. Elles mettent en évidence un caractère commun entre des stations que l'observation directe pourrait faire considérer comme très différentes et qui servent cependant d'habitat à un

même Cladocère. Flaques jaunies par l'humus, ou étangs eutrophes, toutes les eaux où vit *Ceriodaphnia pulchella* sont, en effet, caractérisées avant tout par le fait que la concentration des matières organiques putrescibles et des produits de leur décomposition, reste inférieure à un certain niveau (toujours moins de 0 mgr. 15 de P^2O^5 par litre, dans les stations que j'ai observées).

Ceriodaphnia quadrangula typica. — Les flaques où j'ai récolté cette espèce (tourbières de Besse et mares en Brenne) étaient absolument stagnantes, riches en débris végétaux et peu polluées (moins de 0 mgr. 1 de P^2O^5 et de 0 mgr. 5 de NH^3 par litre). Le petit nombre des observations interdit toute conclusion plus générale.

Ceriodaphnia setosa. — Le seul exemplaire de cette intéressante espèce que j'ai eu l'occasion d'observer provenait du Grand Etang du Domaine des Etangs, il avait été recueilli près du déversoir, en un point où l'eau était renouvelée de façon marquée et fortement agitée, mais où je n'ai pas pu faire de dosages.

Scapholeberis mucronata. — J'ai observé beaucoup plus fréquemment ce Cladocère. Il pullule dans les flaques stagnantes, tourbeuses ou non, mais toujours riches en débris végétaux, des environs de Besse (Bargerès, Anglard, Pisseport, etc.), dans celles de la vallée d'Estibère, dans les recoins peu renouvelés des Laquets près d'Orédon, à la Mare La Cave et au Trou-aux-Loups, dans les baies ou les flaques littorales des Etangs de la Brenne. On le trouve aussi parfois dans des abreuvoirs, mais seulement en des points où l'analyse révèle une pollution modérée (tableau V, colonne j). Manifestement, il redoute les eaux où s'accumulent en trop grande quantité les matières putrescibles et on peut le considérer comme une forme nettement oligosaprobe. Cependant il m'a paru, d'autre part, très peu fréquent dans des eaux où existe un courant assez marqué. Son domaine est donc essentiellement constitué par les flaques stagnantes peu polluées et les baies tranquilles où s'accumulent les brindilles, les feuilles mortes et les débris végétaux de toute sorte.

Eurycercus lamellatus. — Dans le domaine exploré, la présence de ce Cladocère sur les rivages d'étangs, parmi les plantes, est quasi-constante en été, aussi bien en Brenne qu'en Auvergne, dans les Pyrénées, en Bourgogne et aux environs de Paris. Il abonde particulièrement dans les touffes de Potamogeton, les Algues vertes filamenteuses et en général parmi les plantes fournissant beaucoup d'oxygène. Il est très commun également sur les bords des ruisselets

propres à courant très lent. On peut l'observer aussi, parfois très florissant, en des points où le bétail vient boire, à la condition que l'eau soit renouvelée et reste propre (exemple, dans un abreuvoir au Domaine des Etangs). Enfin il abonde dans des canaux tourbeux où l'eau se renouvelle. Mais je ne l'ai jamais récolté dans de petites flaques absolument stagnantes, pas plus dans des mares bien propres de jardins que dans les minuscules flaques de tourbières où pullulent les espèces précédentes. Un renouvellement de l'eau, même extrêmement lent, semble donc particulièrement nécessaire à ce Cladocère. Serait-il plus sensible que les autres espèces ci-dessus à la pollution de l'eau ? Le dosage des phosphates, sels ammoniacaux et nitrites n'appuie pas cette hypothèse. Les stations de *Eurycercus*, considérées de ce point de vue, présentent dans l'ensemble des caractéristiques très comparables à celles de *Ceriodaphnia megops*, par exemple. Le renouvellement de l'eau paraît donc jouer ici un rôle particulier, comme si l'accumulation de certaines substances végétales pouvait être elle-même défavorable, plus ou moins directement, à *Eurycercus*. Quoi qu'il en soit, ce renouvellement plus ou moins marqué de l'eau m'a paru un facteur de répartition plus important que la présence de plantes aquatiques. On peut en effet trouver *Eurycercus* en abondance sur des rivages pratiquement dépourvus de végétation, et où existent seulement des amas de brindilles (rivage nord des Laquets d'Orédon, en 1934) parmi lesquelles ce Cladocère se fixe, à condition qu'un courant très lent renouvelle l'eau à proximité.

Chydorus sphaericus. — Extrêmement répandue, très peu sensible, comme on l'a vu, à la plupart des conditions du milieu, cette espèce est souvent qualifiée de « commune dans tous les types d'eau ». Il y a cependant des catégories bien déterminées de stations où on ne la trouve qu'exceptionnellement. Le tableau IV donne déjà des indications fort intéressantes à ce sujet.

Chydorus sphaericus est très peu fréquent, surtout en été, dans les abreuvoirs et lavoirs stagnants à eau très trouble, privés de végétation aquatique. Une très forte pollution lui est manifestement défavorable. Les données du tableau V précisent ce point. La plupart des stations de *Chydorus*, où les dosages ont été effectués se classent dans les colonnes de droite du tableau, où figurent les eaux qui ne reçoivent pas d'apport massif de substances putrescibles, mais un certain nombre d'autres se sont révélées cependant

riches en phosphates et en sels ammoniacaux (colonnes *f*, *d* et même *b*). Autrement dit, l'accumulation des matières organiques n'est pas en elle-même défavorable à cette espèce et c'est là un fait qui n'est pas en contradiction avec les indications si nettes du tableau IV. Sa vraie signification apparaît, en effet, lorsqu'on se reporte au détail des observations. Ces quelques stations polluées sont toujours des flaques extrêmement peu profondes, ne contenant que 3 à 4 centimètres d'eau au-dessus d'une vase végétale dont la décomposition est peu avancée (ex. Herbier nord de la Mare La Cave en 1936). La caractéristique la plus notable de ces flaques est que la teneur en oxygène y demeure toujours assez élevée, malgré l'abondance relative des matières organiques. Cela suggère l'idée que la pollution est nuisible à *Chydorus sphaericus* seulement dans la mesure où elle abaisse la teneur du milieu en oxygène. C'est là un point sur lequel nous aurons à revenir, à la lumière de faits expérimentaux, dans la dernière partie de ce travail.

Cette particularité, d'ailleurs fort importante, étant mise à part, on constate que *Chydorus sphaericus* habite aussi bien des eaux stagnantes que des ruisselets et même le courant de certaines rivières ; il abonde, ainsi qu'on l'a vu, dans les tourbières comme dans les moindres mares de jardin à eau claire ou de forêt ; la nature des débris végétaux semble lui être indifférente, à la condition toutefois que ces débris ne donnent pas une vase trop réductrice.

Peracantha truncata. — Il apparaît clairement d'après les données du tableau IV que, dans le domaine étudié, ce Cladocère habite surtout des eaux légèrement renouvelées. Cette indication paraît d'ailleurs avoir une valeur très générale : KRASNODEBSKI (1937) trouve, en effet, cette espèce jusque dans le courant d'une rivière. Cependant on la récolte également dans de petites mares stagnantes, et même dans des eaux paraissant, au premier examen, recevoir un apport notable de substances excrémentielles. Mais l'analyse chimique fournit des indications plus précises et révèle dans toutes les eaux étudiées, stagnantes ou non, une teneur en phosphates et en sels ammoniacaux relativement faible, inférieure à 0 mgr. 2 de P_2O_5 et de 0 mgr. 5 de NH_3 par litre. Un premier caractère commun aux différentes stations de *Peracantha truncata* est donc une pollution très faible ; un second, tout aussi constant, est la présence d'une vase végétale meuble, à la surface de laquelle ce Cladocère cherche sa nourriture.

Pleuroxus trigonellus. — J'ai peu de chose à dire à propos de cette forme trouvée dans quelques ruisselets, parmi les plantes, dans des conditions que je n'ai pu préciser suffisamment jusqu'à maintenant par des dosages.

Alona affinis. — Cette espèce est très commune dans le domaine exploré, tant à Orédon qu'à Besse, dans la Brenne (1) et dans la Région Parisienne. D'après le tableau IV, on voit que je l'ai récoltée le plus souvent dans des stations à eau propre et renouvelée, ruisselets à courant lent, mares recevant l'émissaire d'une petite source, rivages d'étangs possédant affluent et déversoir. Mais elle habite également des baies très calmes, dont le fond est recouvert de brindilles, de feuilles mortes, ou d'une vase végétale peu putrescible. Les dosages (non figurés dans le tableau V) ont montré dans toutes ces stations une teneur en P^2O^5 constamment inférieure à 0 mgr. 2 par litre et des traces seulement de sels ammoniacaux.

Alona quadrangularis et *Alona costata* ont été trouvées dans divers étangs de la Région Parisienne. La seconde espèce existait en 1935 dans l'Etang de Villeneuve et dans celui des Ecrevisses parmi les débris végétaux, en des points du rivage où l'eau était très lentement renouvelée ; la teneur en P^2O^5 variait entre 0 mgr. 5 et 0 mgr. 05 par litre ; la teneur en sels ammoniacaux était inférieure à 0 mgr. 2 par litre.

Acroperus harpæ. — Trouvée seulement deux fois en Brenne par CHEVEY (1927), cette espèce est cependant fort commune dans tout le domaine que j'ai exploré. Je l'ai récoltée aussi bien à Estibère et à Besse que dans les petits étangs eutrophes de la Brenne ou des environs de Paris. Fréquemment elle abonde, comme on l'a remarqué déjà, dans les touffes d'*Elodea canadensis*, de *Potamogeton*, de *Menyanthes trifoliata*. Je l'ai trouvée dans plusieurs tourbières peu acides, quoique très riches en matières humiques, et une fois seulement dans un abreuvoir au bord d'un étang. Mais elle habite surtout des rivages plats à eau peu profonde, propre et lentement renouvelée. L'Etang des Ecrevisses à Chaville est l'une des stations des environs de Paris où elle existait en plus grande abondance ces dernières années. Les dosages du phosphore soluble et des sels ammoniacaux (effectués dans cinq stations et ne figu-

(1) Dans cette région, CHEVEY (1927) a trouvé *Alona affinis* dans 11 étangs, indépendamment de ceux que j'ai explorés.

rant pas dans le tableau V) donnent des chiffres comparables à ceux obtenus dans le cas des espèces précédentes, même lorsqu'il s'agit de l'abreuvoir au bord de l'étang. Cette forme n'habite donc pas des eaux très fortement polluées.

Camptocercus rectirostris. — Ce Cladocère est nettement moins commun que le précédent en compagnie duquel on le trouve parfois en des points où la végétation est assez clairsemée et parmi des amas de brindilles, sur des plages peu profondes. L'eau de ces stations est indifféremment très calme ou agitée, ou encore parcourue par un courant assez sensible, par exemple au voisinage du déversoir à l'Etang de Villeneuve, mais l'agitation ou le renouvellement de l'eau semblent plutôt des circonstances favorables.

Graptoleberis testudinaria et *Leydigia Leydigii* ont été récoltés seulement en quelques stations isolées.

Sans insister sur le cas de la première espèce trouvée seulement au Domaine des Etangs, je remarquerai que j'ai récolté la seconde à l'Etang d'Ursine, en un recoin très calme, et au Trou-aux-Loups qui est, comme l'on sait, une flaque absolument stagnante. Au moment de la récolte, la teneur en phosphore soluble et en sels ammoniacaux était un peu plus élevée en ces points que dans les stations des dernières espèces énumérées : 0 mgr. 4 de P^2O^5 et 0 mgr. 7 de NH^3 par litre ; ce sont là les caractéristiques d'une pollution modérée.

Macrothrix hirsuticornis. — Cette espèce, récoltée à la Tourbière Despax, dans une mare de la Vallée d'Estibère-Sud et à l'Etang de Bellevue, présente une répartition très remarquable à divers titres : dans ces trois stations je la trouve en des points où existe un courant sensible, au-dessus d'une vase végétale peu putrescible. Il est vraisemblable que ce Cladocère redoute, comme beaucoup des précédents, un fort degré de pollution, mais il est avant tout sténotherme d'eau froide et sa localisation en des points où l'eau se renouvelait était certainement en rapport avec les conditions thermiques, au moins dans les deux stations pyrénéennes (PACAUD, 1935 b). A l'Etang de Bellevue également, c'est en décembre que j'ai récolté cette même forme, aux abords du déversoir, en un point où l'existence d'un courant marqué maintenait la température inférieure à 7° à 8° au milieu du jour. On aperçoit ici un aspect de l'influence du renouvellement de l'eau que nous n'avions pas encore envisagé.

Macrothrix laticornis pullule en septembre dans des flaques absolument stagnantes comme le Trou-aux-Loups. Dans cette dernière station, il est étroitement localisé à la surface de la vase végétale constituée essentiellement par de fins débris d'écorce et de feuilles de chêne. La teneur en P^3O^5 varie entre 0 mgr. 1 et 0 mgr. 25 par litre, les sels ammoniacaux sont par moments en quantité plus importante, jusqu'à 0 mgr. 40 de NH^3 par litre. Au Domaine des Etangs et à Bellevue, le même *Macrothrix* est récolté en septembre, sur des plages également couvertes de débris et de brindilles, mais où l'eau est lentement renouvelée. Je note que je ne l'ai jamais trouvé dans les zones des rivages qui servent d'abreuvoir. Comme on l'a signalé d'autre part dans des fleuves tels que la Volga et dans des baies ou des flaques (KRASNODEBSKI, 1937), on peut considérer que le renouvellement de l'eau est pour lui sans importance, même dans des stations où s'accumulent en grande quantité des débris humiques, à condition cependant que l'eau reste assez peu polluée.

Streblocerus serricaudatus et *Acantholeberis curvirostris*. — Nous nous arrêterons peu à ces espèces ici puisque leur cas a été déjà examiné assez longuement à propos du pH. On a vu que je les ai trouvées uniquement dans de petites flaques de tourbières ; cet habitat très particulier a frappé depuis longtemps tous les observateurs. Aussi qualifie-t-on parfois ces Cladocères de « sphagnophiles » sans avoir pu encore, cependant, analyser véritablement le déterminisme de leur localisation.

Bosmina longirostris et *Diaphanosoma brachyurum*. — Avec ces espèces (surtout avec la première) nous arrivons à des formes pélagiques.

En Russie comme en Pologne dans la région de Polésie *Bosmina longirostris* est caractéristique du plancton des rivières et même des fleuves. RYLOV (1935) la considère comme β -mesosaprobe. Il est certain qu'elle peut exister en grande abondance dans de petits étangs eutrophes pollués par le bétail. J'ai observé le fait au Domaine des Etangs, à l'Étang de Villeneuve et à l'Étang d'Ursine dont certaines parties, également souillées par les ordures ménagères, peuvent montrer une teneur en P^3O^5 voisine de 1 milligramme par litre. Cependant, il y a lieu de noter que l'eau de ces différents étangs est toujours plus ou moins renouvelée. De même, la Bonne Mare, en Forêt de Rambouillet, où j'ai trouvé la même *Bosmina*,

est alimentée par de fortes sources. Je n'ai jamais trouvé cette espèce dans des pièces d'eau rigoureusement stagnantes, sauf dans des flaques résiduelles laissées par une rivière après les crues. Un lent renouvellement de l'eau combiné avec une pollution assez marquée, donnant un milieu à la fois riche en nourriture et bien aéré paraît donc, en définitive, réaliser des conditions particulièrement favorables à ce Cladocère.

Diaphanosoma brachyurum existe également dans le plancton de ces mêmes étangs ; mais ce Cladocère se localise dans les baies ou les petits canaux tranquilles. Je l'ai trouvé d'autre part dans le petit lac d'Estivadou à Besse-en-Chandesse. Le renouvellement de l'eau ne lui est certainement pas indispensable. Par ailleurs, il se trouve fort bien, comme l'espèce précédente, d'une certaine pollution ; il était particulièrement florissant à l'abreuvoir du Domaine des Etangs (tableau V, colonne j).

Sida crystallina. Voisine de la précédente espèce, mais habitant les rivages (je n'ai jamais trouvé la variété *limnetica* pélagique), la forme typique de *Sida crystallina* abonde dans les moindres étangs de nos régions, fixée aux touffes de Nénuphars, d'Elodée ou de Potamogeton. Selon KRASNODEBSKI la propreté de l'eau aurait assez peu d'importance pour ce Cladocère. Pour ma part, je ne l'ai cependant jamais récolté dans des abreuvoirs typiques ni dans de petites flaques stagnantes même modérément polluées. Fréquemment, certes, on le trouve en des points où l'eau est riche en particules minérales ou en détritux planctoniques, et par suite très trouble. Mais l'analyse m'a toujours révélé en ces points de faibles teneurs en phosphates et en combinaisons azotées solubles. Même lorsque l'eau était chargée de détritux et en apparence fort sale, toutes les stations de *Sida* que j'ai eu l'occasion d'explorer présentaient nettement les caractères chimiques de l'oligosaprobie. L'étang où je l'ai trouvé en plus grande abondance est d'ailleurs le petit Etang des Ecrevisses à Chaville dont l'eau est très renouvelée par des sources importantes.

IV. — Considérations générales à propos des observations précédentes.

1. — *L'influence du renouvellement de l'eau.*

Si j'ai constamment noté l'état de stagnation ou le degré de renouvellement des eaux dans lesquelles j'ai récolté les Cladocères, c'est qu'on a essayé de classer écologiquement les différentes espèces en se plaçant principalement à ce point de vue. Il est certain que lorsqu'on limite les observations à un domaine assez homogène, on est obligatoirement frappé par la localisation constante de telle forme dans des flaques stagnantes, de telle autre dans des ruisselets ou des étangs alimentés par des sources. Mais dès qu'on étend la zone des recherches ou qu'on compare ses remarques personnelles avec celles d'autres auteurs, des contradictions apparaissent. Il n'existe pas de Cladocères habitant toujours et partout des ruisselets, toujours et partout des flaques stagnantes. On peut dire seulement que certaines espèces habitent plus fréquemment l'une de ces catégories de stations que l'autre. Il est donc évident que le renouvellement de l'eau n'est pas, pour la plupart des animaux qui nous intéressent ici, un facteur de répartition agissant directement. Mais en dehors de toute action directe, mécanique, le renouvellement du milieu comporte diverses conséquences vis-à-vis desquelles les Cladocères peuvent être plus ou moins sensibles. Quelques exemples de localisations observées dans le domaine que j'ai étudié montrent fort nettement, je crois, les différentes façons dont le renouvellement de l'eau peut influencer indirectement la distribution de ces animaux.

a) Espèces habitant surtout
les petites flaques stagnantes

Daphnia magna.

Daphnia pulex.

Moina brachiata.

Causes certaines ou probables
de la localisation dans l'eau non renouvelée

Nécessité d'une forte concentration
en matières organiques d'origine
animale.

Mêmes raisons. En outre, influence
favorable des fortes élévations de
température.

a) Espèces habitant surtout
les petites flaques stagnantes

Ceriodaphnia reticulata.

Ceriodaphnia rotunda.

Scapholeberis mucronata.

b) Espèces habitant surtout
des eaux renouvelées

Eurycercus lamellatus.

*Alona affinis, Acroperus
harpæ.*

Macrothrix hirsuticornis.

Causes certaines ou probables
de la localisation dans l'eau non renouvelée

Probablement nécessité d'une certaine accumulation des substances d'origine animale, moins accusée cependant que pour les espèces précédentes.

Nécessité de l'accumulation d'une certaine vase végétale.

Nécessité d'une surface calme et probablement aussi de l'accumulation de débris végétaux.

Causes de la localisation

Influence défavorable d'une forte pollution et, semble-t-il, de certaines fermentations tourbeuses. Nécessité d'une bonne oxygénation du milieu.

Influence défavorable d'une forte pollution.

Influence défavorable de grands écarts de température : sténothermie.

On pourrait multiplier ces exemples. Notons encore qu'un autre effet du renouvellement de l'eau est de varier la nourriture contenue dans le milieu ; ce n'est peut-être pas là l'aspect le moins important de l'influence de ce facteur.

2. — Différents aspects de l'influence des matières organiques.

Il est à remarquer qu'au cours du présent chapitre nous n'avons guère été amené à distinguer plus de deux ou trois grandes catégories parmi les matières organiques, substances de déchets d'origine animale et débris végétaux, en mettant assez à part parmi ces derniers ceux qui caractérisent les milieux de tourbières. C'est que dans la plupart des cas les faits observés ne mettent pour le moment en évidence aucune spécificité de telle ou telle substance. Plus que l'origine particulière des matières organiques, leur *état physique* (dissolution ou suspension à grain plus ou moins fin)

d'une part, et, le *type des fermentations* qu'elles peuvent subir d'autre part, sont des facteurs ayant une influence décisive.

En ce qui concerne l'influence de la pollution, l'abondance des matières putrescibles introduites est en général plus importante que leur nature. *Daphnia pulex* ou *Daphnia magna* vivent dans des stations souillées par des animaux très différents. Le cas de *Moina brachiata* habitant presque constamment, dans le domaine exploré, des abreuvoirs affectés aux volailles montre un cas de localisation plus étroite. Mais on a vu que, dans le déterminisme de cette localisation, l'agitation de l'eau par les volatiles joue un rôle aussi important que la nature particulière des excréments introduits.

En ce qui concerne les débris végétaux, un exemple (au moins apparent, car il faudra étudier de plus près le mécanisme de cette localisation) de l'influence spécifique de certaines substances est fourni par la présence quasi constante de *Ceriodaphnia rotunda* près de la vase provenant de la décomposition des *Lemna*. Mais, en règle générale, un même Cladocère peut être récolté parmi les détritus provenant de plantes très diverses.

Cela étant, si l'on cherche à *interpréter* les localisations observées, on est conduit à envisager : 1° l'influence directe des matières organiques ; 2° celle des produits de leur décomposition et des effets indirects des fermentations sur la teneur en oxygène dissous. Ce dernier point de vue fera l'objet d'un chapitre spécial.

3. — *Influence directe des substances organiques.*

A ce point de vue, il est utile de distinguer d'abord entre les substances dissoutes et celles qui sont en suspension plus ou moins fine, jusques et y compris les suspensions colloïdales.

Utilisation des substances dissoutes.

Parmi les composés organiques dissous qui peuvent exister couramment à une forte concentration dans les eaux stagnantes, il s'en trouve sans doute qui sont toxiques pour certains Cladocères ; cela doit se produire, en particulier, dans des mares souillées par des matières excrémentielles. On sait, en effet, que les *Daphnies* ont été préconisées comme réactif biologique à cause de leur sensibilité

à la composition de différents liquides organiques (BILLIARD, 1925).

Mais par ailleurs, on peut se demander si d'autres substances dissoutes ne sont pas directement utilisables comme éléments nutritifs. Sur ce point on possède heureusement des indications plus précises.

Ce problème évoque en effet les théories de PÜTTER concernant la nutrition du zooplancton. Les discussions suscitées par les conceptions de cet auteur sont trop connues pour qu'il soit nécessaire de les rappeler en détail (voir notamment NAUMANN, 1917-18 et KROGH, 1931 a, 1931 b).

PÜTTER part, comme l'on sait, de cette constatation en elle-même fort intéressante que, dans beaucoup de stations naturelles, l'apport nutritif fourni par le phytoplancton n'est certainement pas suffisant, du point de vue quantitatif, pour expliquer le développement du zooplancton. Il faut donc admettre l'existence d'un appoint d'une autre nature et cet appoint, PÜTTER le cherche dans l'utilisation des substances dissoutes. Or si une telle conception n'a rien d'inacceptable *a priori*, si même elle paraît correspondre à quelque chose d'important pour certains groupes d'animaux aquatiques, elle manque encore entièrement de base expérimentale lorsqu'il s'agit de la nutrition des Entomostracés. Les expériences prétendument positives, comme celles de KNÖRRICH et de WOLF, ont fait l'objet de critiques décisives et le problème s'est révélé très difficile à résoudre de façon rigoureuse.

Voici quelques années, j'ai essayé de mon côté ainsi que je l'ai indiqué précédemment (p. 58), d'élever des Cladocères avec comme seule nourriture certaines substances organiques dissoutes contenant du phosphore et de l'azote. Les premiers essais réalisés en milieu non rigoureusement stérile avec *Moina brachiata* et *Daphnia pulex* semblaient donner des résultats positifs. Les substances organiques fournies étaient différents acides aminés et de très faibles quantités de lécithine (remarquons d'ailleurs que ces dernières ne donnent pas avec l'eau de vraies solutions mais des émulsions très fines). J'obtenais dans ces conditions une durée de vie parfois voisine de la durée normale et une reproduction parthénogénétique assez abondante. Mais les mêmes essais en milieu stérile me donnèrent des résultats très différents : les animaux ne survivaient, en général, que quelques jours et je n'observais plus de reproduction. Dans le premier cas, des Bactéries développées

dans le milieu à partir des substances introduites avaient dû jouer un rôle nutritif important.

Les conclusions de GELLIS and CLARKE (1935) sont également tout à fait nettes à cet égard : en milieu stérile et en donnant uniquement à *Daphnia magna* des substances dissoutes, ces auteurs ne peuvent entretenir de façon durable un élevage ; ils n'obtiennent même pas dans ces conditions une première génération parthénogénétique.

L'utilisation des particules en suspension.

La question se présente fort différemment si l'on considère non plus les substances dissoutes, mais les particules organiques d'origine et de nature diverse qui existent toujours en suspension dans les eaux.

On a vu en effet que chez tous les Cladocères filtrateurs (qui seuls nous intéressent ici) un dispositif porté par les appendices aspire et filtre les particules ou microorganismes en suspension dans l'eau.

Il reste à déterminer dans quelle mesure les « détritiques fins » ainsi ingérés sont réellement utilisés, et quelle est l'importance relative de cette source de nourriture à côté de la nourriture figurée. Sur ce point, les opinions divergent et l'on fait généralement une distinction entre le cas des espèces pélagiques et celui des espèces vivant sur le littoral ou dans les petites mares souillées. Nous allons examiner longuement cette question dans le chapitre qui suit.

4. — *Influence indirecte des matières organiques.*

Rôle des produits de leur décomposition.

Le dosage de certains produits solubles de la dégradation des matières organiques (combinaisons phosphorées et azotées) a été considéré surtout, au cours de l'exposé précédent, comme un moyen indirect mais commode d'obtenir des renseignements indispensables sur le degré et parfois même sur la nature de la pollution. A ce point de vue, le système analytique adopté ici fournit, à mon sens, des données plus précises que les indications fragmentaires et plus ou moins « intuitives » exprimées dans le système

global de saprobie. Mais on peut se demander également si les produits solubles de la décomposition des matières organiques n'ont pas *par eux-mêmes* une influence sur la répartition des Cladocères.

Une action directe n'est guère à envisager ; d'une part, comme on vient de le voir, les Cladocères n'utilisent pas ou utilisent très peu les substances dissoutes ; d'autre part, les composés en question, phosphates, sels ammoniacaux, nitrites et nitrates ne s'accumulent pas en général à des concentrations susceptibles d'être nocives. Les résultats des élevages dans des milieux synthétiques riches en phosphates et en nitrates, résultats exposés au début de ce travail, prouvent amplement ce dernier point ⁽¹⁾.

Mais si un rapport direct entre la teneur du milieu en composés solubles du phosphore et de l'azote et l'évolution de la population de Cladocères n'apparaît pas, des relations indirectes existent sans aucun doute. En effet, on sait que ces « sels nutritifs » sont utilisés par des Flagellés tels que *Chlamydomonas*, *Mallomonas*, *Euglena*, etc. Comme ces différents microorganismes sont ingérés par les Cladocères, on aperçoit immédiatement le mécanisme de la relation indirecte envisagée : les composés solubles du phosphore et de l'azote exercent une influence importante sur le développement et la distribution des Cladocères *dans la mesure où ils sont utilisés par des organismes monocellulaires qui entretiennent à leur tour avec les Entomostracés des rapports écologiques étroits et variés*.

Nous sommes ainsi amené à étudier ces rapports et cela revient, en somme, à examiner les conditions de la nutrition des Cladocères dans le domaine étudié ainsi que les phénomènes de parasitisme ou de commensalisme qui prennent, dans certains types de petites stations, une importance toute particulière.

(1) Peut-être conviendrait-il cependant de faire une réserve au sujet de composés ammoniacaux qui atteignent dans certaines mares, recevant des infiltrations de fumier, une concentration extrêmement élevée.

CHAPITRE IV

RAPPORTS DES CLADOCÈRES ET DE L'ENSEMBLE DU SESTON DANS LES STATIONS DE PETITES DIMENSIONS

A. — Données générales.

I. — *La Notion de Seston.*

J'ai rappelé sommairement (Première Partie) la façon dont les Cladocères filtrateurs se procurent leur nourriture. Le courant provoqué par les battements des appendices thoraciques aspire tout ce qui est en suspension dans l'eau et les soies filtrantes des endopodites retiennent ou laissent passer tout ce qui se présente, particules ou microorganismes, uniquement, dit-on, selon la grosseur. Ces données nous conduisent à envisager une notion introduite en limnologie par KOLKWITZ (1912) et comportant une application directe dans les problèmes qui nous occupent : je veux parler de la notion de seston.

Le *seston*, d'après la définition de KOLKWITZ, est l'ensemble de tous les corps vivants ou inanimés, suspendus dans l'eau ou flottant à sa surface, l'ensemble de tout ce qui reste sur un tamis quand on filtre l'eau. C'est là un ensemble extrêmement vaste dans lequel on a pu créer des subdivisions nombreuses. Par exemple, le seston, défini de cette manière, comprend entre autres choses le Plancton, conçu lui-même comme étant l'ensemble des organismes vivants de petite taille flottant passivement ou activement en eau libre (1).

NAUMANN distingue, un peu plus tard, le *neustoseston* ou seston de la pellicule superficielle, et le *planctoseston* ou seston flottant dans l'eau. Dans chacune de ces catégories, on distingue ensuite ce qui est vivant (neuston et plancton) et ce qui est inanimé (tripton). Cette dernière notion, due à WILHELM (1916) s'applique à l'ensemble des corps inanimés, détritiques organiques et particules

(1) Cette définition, due également à KOLKWITZ et admise depuis lors par tous les auteurs, est quelque peu différente de l'acception primitivement donnée à ce terme par HENSEN en 1887.

minérales flottants ou en suspension. Un tableau simple donnera un aperçu immédiat de cette terminologie ⁽¹⁾.

Seston	{	Planctoseston	{ Neuston = organismes de la pellicule superficielle.
			Neustotripton = détritus et particules minérales de la pellicule superficielle.
	{	Neustoseston	{ Plancton = organismes de petite taille nageant ou flottant passivement dans l'eau.
			Planctotripton = détritus et particules minérales suspendus dans l'eau.

Le neustoseston constitue un ensemble très spécial, d'ailleurs fort intéressant, mais dont je n'aurai pour ainsi dire pas à parler dans ce travail. Par seston il faudra donc toujours, dans les pages qui suivent, entendre le planctoseston, et même très particulièrement le planctoseston à grain fin (à partir de 60 μ et au-dessous). Quant au terme de tripton, je ne l'emploierai pas très souvent : en effet nous aurons presque toujours à envisager séparément le *détritus organique* et les *particules minérales* : il n'y a aucune raison sérieuse pour ne pas employer alors ces expressions courantes, parfaitement claires, utilisées d'ailleurs constamment par des auteurs comme NAUMANN.

Subdivision du seston d'après sa « grosseur de grain ».

D'après les dimensions des particules qui le composent, le seston a enfin été divisé en megal-, macro-, meso-, micro-, nanno-, et ultra-seston. Seul, au moins dans les conditions courantes ⁽²⁾ le seston des trois dernières catégories, définies comme suit (NAUMANN, 1924 d), est susceptible d'être capté par l'appareil filtrant des Cladocères :

Microseston ; de 60 μ à 5 μ ; gros protistes et flocons de détritus.

Nannoseston ; quelques μ ; petits protistes et détritus fins.

Ultraseston ; depuis quelques μ jusqu'aux particules ultra-microscopiques. Bactéries, détritus organiques extrêmement fins. Colloïdes en phase dispersée ou au stade de floculation commençante.

Ces notions étant rappelées, revenons à la question qui nous intéresse particulièrement dans ce chapitre, à savoir l'utilisation du seston par les Cladocères. Il y a lieu d'envisager d'abord les conditions dans lesquelles le seston est retenu, puis introduit dans le tube digestif, et ensuite dans quelle mesure les éléments ainsi absorbés sont effectivement utilisés.

Comment les différents Cladocères se comportent-ils, d'abord, vis-à-vis des principales catégories de détritus ? Les recherches de

⁽¹⁾ Je simplifie et laisse de côté, naturellement, quelques autres subdivisions qui n'ont pour la présente étude aucun intérêt direct.

Pour le détail se reporter à NAUMANN (1924 d).

⁽²⁾ On verra, en effet, un peu plus loin (p. 177) qu'on trouve parfois dans l'intestin des Daphnies des Flagellés de grande taille.

NAUMANN (1921 a) et de STORCH (1924) fournissent quelques indications encore bien incomplètes sur cet important problème.

II. — *Absorption du seston.*

I. INFLUENCE DE LA COMPOSITION DU SESTON

D'une façon générale, les espèces planctoniques seraient capables d'une filtration beaucoup plus fine que les espèces littorales. STORCH, en effet, croit constater que des Cladocères du genre *Simocephalus* n'auraient pas une aptitude aussi grande que les *Daphnies* pélagiques, telles que *Daphnia longispina*, à retenir des particules extrêmement fines. L'une des causes de l'accumulation de nombreuses espèces autour de débris végétaux pourrait être, dans ces conditions, l'impossibilité pour ces formes de retenir et d'absorber autre chose que des particules d'un grain relativement grossier.

Toutefois les investigations sur ce point sont encore bien trop limitées pour qu'on puisse en tirer des conclusions générales.

Il est certain que les détritus végétaux du littoral, qu'ils proviennent de plantes aquatiques ou aériennes, sont d'une façon générale d'un grain beaucoup plus gros que les détritus en suspension dans les régions pélagiques ; ces derniers sont très souvent sous une forme extrêmement dispersée et on les a comparés à ce qu'on observe dans une culture bactérienne commençant à flocculer. Ces remarques simples sont fort importantes et leur méconnaissance a conduit, ainsi que le note très justement RYLOV (1935), à beaucoup de confusions regrettables.

On peut penser d'ailleurs que la grosseur des particules n'intervient pas seule, mais que leur structure, leur forme et l'état de leur surface jouent également un grand rôle. Il est certain qu'il y a là une série de problèmes essentiels encore trop peu étudiés.

Les détritus provenant de matières excrémentielles, détritus qui présentent souvent une importance particulière dans les petites stations, sont constitués par des particules dont les dimensions peuvent être très différentes selon les cas. Ainsi l'introduction d'excréments *frais*, tels que du crottin de cheval, donne des suspensions fort stables, d'aspect très trouble. Un égout provenant d'une écurie ou d'un fumier déjà âgé fournit un tripton très différent où entrent d'une part des débris cellulodiques du nanno — et du microtype,

peu stables en suspension si l'eau n'est pas agitée, d'autre part des substances organiques à molécule déjà assez petite, donnant soit de vraies solutions, soit des suspensions de l'ultra-type le plus fin. Les Bactéries pullulent également dans des stations de ce genre. Elles seront filtrées et absorbées en même temps que les particules organiques les plus fines. Enfin, dans beaucoup d'abreuvoirs, et notamment dans les flaques où barbotent les volailles, le seston contient une très forte proportion de particules argileuses en suspension colloïdale. Le seston ainsi constitué se rapproche évidemment davantage, du moins quant à la structure et à la « grosseur de grain », du tripton pélagique des pièces d'eau plus grandes que des détritus littoraux d'origine végétale. Mais une différence importante réside dans l'abondance des particules. Il n'est pas rare que dans un abreuvoir ou un lavoir de village le disque blanc classiquement utilisé pour apprécier la transparence de l'eau disparaisse déjà à quelques centimètres sous la surface, au sein d'une eau laiteuse ou verdâtre, selon que prédomine l'argile ou que pullulent les Algues monocellulaires. Une telle richesse de l'eau en seston n'est jamais atteinte dans la zone pélagique des grandes pièces d'eau, même les plus eutrophes. Cette remarque nous conduit à examiner le second aspect, l'aspect quantitatif du problème de l'absorption de la nourriture chez les Cladocères.

2. INFLUENCE DE L'ABONDANCE DU SESTON

NAUMANN (1921 a) étudiant expérimentalement l'absorption du seston par différents Cladocères constate : 1° que pour un seston donné, carmin, encre de Chine, paraffine liquide, suspension bactérienne, la vitesse de renouvellement du contenu intestinal peut varier beaucoup d'une espèce à l'autre ; 2° que chez une même espèce cette vitesse varie avec la teneur du milieu en seston, *mais seulement dans certaines limites*. Au delà de cette limite, l'enrichissement du milieu en particules ou en Algues non seulement n'est plus utile, mais peut devenir nuisible, en provoquant des troubles du fonctionnement de l'appareil filtrant.

NAUMANN expérimentait principalement avec des Cladocères pélagiques, *Bosmina obtusirostris*, *Daphnia longispina*, etc. J'ai repris des essais analogues avec quelques-unes des espèces les plus caractéristiques des petites flaques.

3. EXPÉRIENCES PERSONNELLES SUR LE RENOUVELLEMENT DU CONTENU INTESTINAL

J'ai étudié la vitesse de filtration et de renouvellement intestinal chez les espèces suivantes : *Daphnia pulex*, *Moina brachiata*, *Simocephalus vetulus*, *Scapholeberis mucronata*, *Sida crystallina*, *Eurycercus lamellatus*. Comme seston à filtrer, j'offrais, en m'inspirant de la technique de NAUMANN, une suspension de substances humiques provenant d'une flaque, une suspension de carmin, une suspension d'encre de Chine. Cette dernière fournit un seston d'un grain très fin et dont on peut régler approximativement la concentration ; je l'ai constamment utilisée à raison d'une goutte d'encre dans 50 centimètres cubes d'eau. La température était maintenue à 18-20°. Voici le détail des opérations et les résultats.

Les Cladocères utilisés proviennent d'élevages florissants, nourris avec des Algues du nannoplancton et fréquemment repiqués. On les lave longuement par une série de passages dans des fioles contenant de l'eau stérile. Puis on les laisse ensemble, pendant environ 30 minutes ; dans une même suspension (suspension de carmin par exemple) afin qu'ils aient tous l'intestin garni de la même substance ; on les transporte ensuite tous en même temps dans de petits cristallisoirs contenant une autre suspension dont il s'agit d'étudier l'absorption. Les résultats de ces essais peuvent être rapidement résumés.

Dans une suspension d'encre de Chine à la dilution d'une goutte dans 50 centimètres cubes d'eau, on observe une absorption rapide des particules d'encre par les Cladocères en expérience ; le contenu intestinal apparaît entièrement noir au bout de 8 à 20 minutes selon les espèces. Le tableau VI reproduit les résultats de quelques-unes de ces expériences, portant sur la vitesse d'absorption d'une suspension de carmin ou d'une suspension d'encre de Chine.

D'une façon générale, le renouvellement du contenu intestinal est très rapide chez *Moina brachiata*, *Daphnia pulex* et *Scapholeberis mucronata*. Cette rapidité est particulièrement marquée chez *Moina* (8 à 11 minutes dans la suspension d'encre de Chine). Chez les deux autres espèces le renouvellement s'effectue, dans les mêmes conditions, en 10 à 15 minutes en moyenne.

Il est beaucoup plus lent (20 minutes au minimum) chez des

TABLEAU VI. — *Rapidité de renouvellement du contenu intestinal chez quelques Cladocères.* — Seston offert : suspension de carmin ou d'encre de Chine.

Chaque signe dans les colonnes représente un animal.

Conditions d'expérience	Cladocères	Contenu intestinal en fin d'expérience				
		entière- ment renou- velé	renou- velé aux $\frac{4}{5}$	renou- velé aux $\frac{2}{3}$	renou- velé à moitié	renou- velé au $\frac{1}{3}$
Seston offert : sus- pension de car- min. Durée de l'expé- rience 10 minu- tes.	<i>Daphnia pulex.</i> <i>Moina brachiata.</i> <i>Simocephalus ve-</i> <i>tulus.</i> <i>Sida crystallina.</i>	● ●●●●	●●●● ●●	●	● ●●●●● ●●	● ●
Seston offert : sus- pension de car- min Durée 12 minutes	<i>Daphnia pulex.</i> <i>Moina brachiata.</i> <i>Simocephalus ve-</i> <i>tulus.</i> <i>Sida crystallina.</i> <i>Scapholeberis mu-</i> <i>cronata.</i>	● ●●●●	●●●● ●	●	●● ●●	● ●●
Seston offert : sus- pension de car- min. Durée 13 minutes	<i>Daphnia pulex.</i> <i>Moina brachiata.</i> <i>Simocephalus ve-</i> <i>tulus.</i>	●●●● ●●●●●	●●●●● ●●	● ●●●●●		
Seston offert : sus- pension d'encre de Chine. Durée 8 minutes.	<i>Daphnia pulex.</i> <i>Moina brachiata.</i> <i>Simocephalus ve-</i> <i>tulus.</i>	●●	●● ●●●● ●	● ●● ●●●	●	
Seston offert : sus- pension d'encre de Chine. Durée 9 minutes	<i>Daphnia pulex.</i> <i>Simocephalus ve-</i> <i>tulus.</i>	●●●●	●●●●	●●	●●●●	●
Seston offert : sus- pension d'encre de Chine. Durée 10 minu- tes.	<i>Daphnia pulex.</i> <i>Simocephalus ve-</i> <i>tulus.</i>	●●●●●●	● ●	● ●●●	●●	

espèces comme *Simocephalus vetulus* et surtout *Sida crystallina*, *Eurycercus lamellatus* ⁽¹⁾.

Ces différences se retrouvent, plus ou moins accentuées, mais de même sens, avec les trois suspensions utilisées pour les expériences.

Les précautions prises quant au choix et à la préparation des animaux ont une importance primordiale pour la réussite de ces essais. En effet, si l'on expérimente sur des animaux provenant directement de stations naturelles, on peut obtenir parfois des résultats très différents avec des individus de la même espèce. Cela tient à des phénomènes dont on doit souligner dès maintenant l'importance. Il est en effet *très fréquent d'observer, chez des animaux provenant de petites flaques plus ou moins souillées, des perturbations dans le mécanisme d'absorption de la nourriture*. Dans certains cas, on constate que l'appareil filtrant fonctionne mal, les battements des appendices thoraciques étant ralentis et irréguliers ou encore les soies des endopodites étant agglutinées les unes aux autres ; cela est parfois lié de façon manifeste au développement de différents ectoparasites ou commensaux externes sur les appendices : j'ai fait des observations de ce genre à diverses reprises sur *Daphnia pulex* provenant de la Mare Carrée ou de la Mare de l'Eglise à Greffiers. Dans d'autres cas, l'appareil filtrant paraît fonctionner normalement et la gouttière prébuccale est rapidement garnie par les grains de carmin et d'encre de Chine, mais ceux-ci ne pénètrent que très lentement dans l'intestin, le dispositif d'absorption jouant mal. Ceci paraît également en rapport avec la présence d'ectoparasites, car on voit chez ces Cladocères les grains de carmin adhérer un peu partout, sur les appendices et au voisinage de l'orifice buccal comme si ces grains étaient retenus par une gelée ou un mucilage. Des observations semblables ont été faites notamment sur des individus de *Simocephalus vetulus* provenant de flaques en bordure de l'Etang des Ecrevisses.

Ectoparasites et commensaux externes des Cladocères.

Ces constatations nous conduisent à ouvrir une parenthèse pour dire quelques mots des parasites et commensaux externes des Cladocères. On sait qu'il s'agit avant tout d'organismes monocellu-

(1) Les résultats concernant cette dernière espèce n'ont pas été portés sur le tableau II.

lares : Vorticellidæ, Flagellés, Amœbidium, Champignons, Bactéries. Mais il y a aussi des Algues filamenteuses et des Rotifères. La plupart de ces organismes ont été bien décrits et étudiés, plutôt d'ailleurs au point de vue de leur biologie propre que de leur influence sur la vie de leurs hôtes. Ils pullulent tout particulièrement sur les Cladocères habitant les régions littorales et les petites flaques souillées. Aussi ai-je eu l'occasion d'en observer presque constamment de grandes quantités sur les animaux que j'étudiais. Par exemple, sur 90 observations se rapportant à *Daphnia pulex* effectuées au cours d'une année, je relève 54 fois la présence d'une toison serrée de Vorticellidæ et 8 fois l'existence de quelques petits paquets plus clairsemés d'*Epistylis* sur les individus récoltés. Sur *Moina brachiata*, la présence de nombreux ectoparasites est quasi-constante. Elle est encore très fréquente sur *Simocephalus vetulus*, les diverses *Ceriodaphnia*, *Scapholeberis mucronata*, *Daphnia longispina litoralis*, les *Macrothrix*, *Chydorus sphaericus*, etc.

Il ne peut être question ici d'énumérer tous ces ectoparasites et commensaux. On trouvera notamment des indications générales sur un certain nombre d'entre eux dans des articles de CHATTON (1907-1925). Je citerai seulement quelques formes parmi les plus fréquemment rencontrées au cours de mes observations ⁽¹⁾.

La présence de Rotifères frappe d'abord l'observateur le moins averti. On en rencontre couramment deux espèces sur les *Daphnies* et les *Moina* : *Proales petromyzon* Ehr. et *Brachionus urceolaris* Ehr. var. *rubens*. La seconde espèce m'a paru être de beaucoup la plus commune dans l'ensemble du domaine que j'ai exploré. *Daphnia pulex* ou *Moina brachiata* en sont souvent entièrement recouvertes. J'ai compté plus de cinquante individus sur un même Cladocère. La figure 29 représente des cas de ce genre ⁽²⁾; beaucoup des Rotifères se sont d'ailleurs détachés pendant le montage de la préparation; au moment de la récolte dans la Mare Carrée et la Mare de l'Eglise à Greffiers, toutes les *Daphnies* ramenées par l'épuisette disparaissaient entièrement sous une couverture de

⁽¹⁾ Les parasites internes, *Pansporella*, *Pleistophora*, *Gurleya*, *Cœlosporidium*, etc., dont je n'aurai pas l'occasion de m'occuper ici sont également très fréquents dans les petites stations.

⁽²⁾ Je dois les instantanés utilisés pour dessiner les figures 29 et 30, à la grande obligeance de M. le Professeur FAURÉ-FREMIET. Je le prie de trouver ici mes plus sincères remerciements.



Fig. 29. — *Daphnia pulex* portant des Rotifères (*Brachionus urceolaris* var. *rubens*) et des Vorticellidæ (dessins exécutés d'après des microphotos instantanées prises sur le vivant). Provenance des *Daphnies* : La Mare carrée à Greffiers.

A. — Grande abondance de Rotifères. Une partie de ceux-ci (la *Daphnie* en était littéralement recouverte) se sont détachés pendant le montage de la préparation. Malgré cette accumulation de commensaux externes, la *Daphnie* avait un comportement tout à fait normal : nage active et, le bord ventral des valves étant libre, ainsi que les appendices thoraciques, l'absorption du seston se fait de façon très satisfaisante, comme en témoigne la marche régulière et la densité du courant nutritif prébuccal.

B. — Rotifères et Vorticelles accumulées sur différentes régions de la carapace. Ici encore, la région ventrale étant libre, la *Daphnie* ne paraît aucunement incommodée.

Brachionus serrés les uns contre les autres. Ce n'est nullement là d'ailleurs un fait exceptionnel; on peut l'observer couramment en été dans n'importe quelle petite mare polluée, alcaline et très riche en seston. Quelle influence cela peut-il avoir sur les conditions de vie des Daphnies? Réduite à la fixation de quelques individus, la présence de *Brachionus* est plutôt une circonstance favorable. Les Rotifères renouvellent l'eau autour du Cladocère et nettoient sa carapace. Mais quand leur nombre augmente au point de représenter une masse plus considérable que celle de leur support, il en va quelque peu différemment. S'il ne semble pas que cette masse, contrairement à ce qu'on pourrait penser d'abord, gêne beaucoup la nage des *Daphnies*, on peut constater quelquefois une perturbation du courant d'eau nutritif, du fait de la fixation de Rotifères sur le bord ventral des valves de la carapace. Cependant cette perturbation ne m'a paru avoir une certaine importance que dans les cas où les commensaux étaient particulièrement nombreux et serrés. En dehors de ces cas, qui d'ailleurs ne sont pas très rares dans les abreuvoirs, la présence des Rotifères paraît plutôt une circonstance favorable ou indifférente.

D'autres commensaux extrêmement communs des Cladocères sont certains Vorticellidæ. Je citerai, parmi les formes que j'ai le plus fréquemment rencontrées sur les *Daphnia*, *Moina* et *Simocephalus*: *Epistylis Daphniæ* Fauré-Fremiet et une petite Vorticelle que l'on peut considérer ⁽¹⁾ comme une forme à pédoncule très court de *Vorticella microstoma*. Le point de fixation des *Vorticellidæ* est très variable. Tantôt ces commensaux recouvrent d'une façon continue les valves et l'épine postérieure de la carapace, tantôt ils se localisent en touffes plus ou moins volumineuses au niveau du rostre, aux antennes, aux antennules, sur le bord ventral des valves, sur les appendices thoraciques, et enfin sous les griffes ou à la base du postabdomen. Il arrive très fréquemment dans les petites mares de nos villages que *Daphnia pulex*, *Moina brachiata*, *Simocephalus vetulus*, *Ceriodaphnia reticulata* disparaissent entièrement sous des touffes serrées de *Vorticella* ou d'*Epistylis*. L'influence de ces épibiontes sur les conditions de vie des Cladocères qui les portent dépend évidemment de leur point de fixation et de leur abon-

(¹) D'après les indications qu'a bien voulu me donner oralement M. le Professeur FAURÉ-FREMIET.

dance. Peu nombreux, ils renouvellent l'eau autour des Cladocères, comme les Rotifères; mais fixés en touffes serrées sur le bord ventral des valves ou sur les appendices thoraciques, ils perturbent la marche du courant nutritif et peuvent gêner également le fonctionnement normal des échanges respiratoires. Je reviendrai à diverses reprises ci-dessous sur des exemples de phénomènes de ce genre; j'ai observé notamment à la Mare de l'Eglise des *Daphnia pulex* portant de volumineux bouquets d'*Epistylis* sur les épipodites des appendices thoraciques dont les battements se trouvaient considérablement gênés. Un tel mode de fixation n'est peut-être pas très fréquent. Cependant je l'ai observé dans des types d'eau très différents et sur des Cladocères autres que les *Daphnies*. C'est ainsi que, par exemple, j'ai noté en 1934 à Oredon la présence de Vorticellidæ (que je n'ai pas pu faire déterminer de façon précise à l'époque) sur les appendices thoraciques de *Macrothrix hirsuticornis* récolté dans l'un des bras latéraux du ruisseau de la Tourbière Despax. La fixation massive de Vorticelles sur les prolongements dorsaux du postabdomen et sur l'armature de ses griffes terminales est par ailleurs très fréquente et elle peut parfois gêner les mouvements de cet organe.

Très communs également dans les eaux polluées sont les *Amæbidium*, fixés souvent sur les antennes en quantité considérable. On observe encore fréquemment, sur les Cladocères habitant les abreuvoirs souillés, des *Cyanophycées* et des *Beggiatoa*. Voici par exemple une liste d'espèces que j'ai observées, fixées en masse compacte sur la partie postérieure des valves de *Daphnia pulex* dans la Mare de l'Eglise : *Phormidium corium* Gom. (forme dominante), *Phormidium luridum* Gom., *Oscillatoria tenuis* Ag. var. *tergestina* Rab., *Spirulina subtilissima* Kütz (ces deux dernières formes en petite quantité). A ces *Cyanophycées* étaient associées en abondance des *Beggiatoa* et l'on distinguait en outre de nombreux petits Eugléniens pris dans la gelée des *Cyanophycées* ⁽¹⁾. La présence de diverses petites Algues flagellées, *Chlamydomonas*, *Euglènes*, fixées en grand nombre à l'état palmelloïde sur la cara-

(1) Je dois la détermination de ces formes à M. le Professeur P. P. GRASSE et à M. l'Abbé FREMY, auxquels j'adresse ici mes plus sincères remerciements. La détermination spécifique des *Cyanophycées*, en particulier, a été faite entièrement par M. l'Abbé FREMY.

pace ou sur les appendices, est d'ailleurs un phénomène extrêmement fréquent; la fixation d'Eugleniens sous la griffe du postabdomen est également un fait d'observation courante chez beaucoup de Cladocères.



Fig. 30. — *Daphnia pulex* couverte de Cyanophycées, de *Beggiatoa*, etc. (Dessin schématique exécuté d'après une microphoto prise sur le vivant). La couverture d'ectoparasites et de commensaux externes est si dense que les contours de la *Daphnie* disparaissent presque entièrement. Remarquer notamment l'accumulation massive des Cyanophycées sur le bord ventral des valves. L'aspiration du seston nutritif et le fonctionnement de l'appareil filtrant en sont considérablement gênés. On ne distingue pas de courant nutritif régulier dans l'espace prébuccal. L'intestin est rigoureusement vide, quoique l'animal vienne d'être extrait d'un milieu extrêmement riche en seston utilisable. Un tel aspect est très fréquent dans les petites mares polluées de village. La *Daphnie* représentée ici provenait de la Mare de l'Eglise à Greffiers.

Le développement de tous ces ectoparasites et commensaux est directement en rapport soit avec la richesse du milieu en seston,

soit avec sa teneur en matières organiques dissoutes ; un certain nombre de ces formes (*Amœbidium*, *Cyanophycées*, *Beggiatoræ*) n'apparaissent même que dans des eaux très polluées. C'est donc naturellement dans celles-ci qu'on observe avec le maximum de fréquence et d'intensité les différents phénomènes énumérés ci-dessus.

Ceci étant dit, je reviendrai à la discussion des résultats des expériences relatives à la vitesse d'absorption de la nourriture et au renouvellement du contenu intestinal.

4. LES DIFFÉRENCES DANS LA VITESSE DE RENOUVELLEMENT DU CONTENU INTESTINAL PEUVENT-ELLES EXPLIQUER CERTAINES PARTICULARITÉS DE RÉPARTITION ?

Considérons d'abord les différences spécifiques dans la vitesse de renouvellement du contenu intestinal telles qu'elles apparaissent chez des individus *en bon état et présentant un appareil filtrant dont les téguments sont bien propres*.

Si l'on admet qu'une teneur en seston trop élevée par rapport à la capacité d'absorption d'un Cladocère déterminé doit automatiquement provoquer chez ce Cladocère l'engorgement de l'appareil filtrant, on est d'abord frappé par une correspondance remarquable entre la vitesse d'absorption d'un certain nombre des espèces étudiées ci-dessus et leur localisation dans les stations. C'est ainsi que *Moina brachiata*, espèce chez laquelle le renouvellement du contenu intestinal est particulièrement rapide, habite constamment, on l'a vu, des flaques caractérisées avant tout par une abondance extrême du seston. Dans ces mêmes flaques, on trouve très souvent aussi *Daphnia pulex* ; mais *Moina* prédomine d'autant plus nettement que l'eau est plus trouble. Si l'eau se clarifie légèrement, *Daphnia pulex* tend à son tour à prendre la prépondérance. On peut mettre à part le cas de *Scapholeberis mucronata* dont la répartition est surtout déterminée par d'autres facteurs, tels que l'état de la surface et l'accumulation de débris végétaux ; néanmoins, il est à remarquer que ce Cladocère habite parfois des eaux très riches en tripton, ce qui s'accorderait bien avec la relative rapidité du renouvellement de son contenu intestinal. Quant à *Eurycercus lamellatus* et *Simocephalus vetulus* chez lesquels ce renouvellement est plus

lent, ils vivent presque toujours dans des eaux claires ou, en tout cas, beaucoup moins riches en seston que les flaques où l'on trouve *Daphnia pulex* et *Moina brachiata*.

Cependant *Sida crystallina*, chez laquelle le renouvellement est également assez lent, peut être récoltée dans des eaux troubles, riches en particules d'argile et même en débris organiques en suspension. Comme KRASNODEBSKI, j'ai observé parfois cette espèce dans des stations de ce genre. De même, j'ai trouvé quelquefois *Simocephalus vetulus* dans des eaux rendues laiteuses par l'extrême abondance de l'argile en suspension, et les exemplaires récoltés dans ces stations étaient très florissants, avec un appareil filtrant fonctionnant parfaitement. Cela m'a conduit à rechercher expérimentalement si une extrême richesse en seston provoque toujours des perturbations de l'appareil filtrant ou si d'autres conditions sont, en outre, nécessaires pour que de tels phénomènes se produisent.

*Expériences sur le déterminisme de l'engorgement
de l'appareil filtrant.*

J'ai placé d'abord des Cladocères (*Simocephalus vetulus* et *Daphnia pulex*) dans une infusion stérilisée et très riche de crottin de cheval. Les animaux utilisés proviennent d'un élevage florissant et ils sont lavés par vingt passages successifs dans des fioles stériles, selon la technique précédemment décrite (p. 61). On ajoute, dans les récipients où se poursuivra l'expérience, quelques gouttes d'une culture pure de *Chlamydomonas*.

Dans des essais ultérieurs, le seston offert est constitué par une suspension colloïdale d'argile très stable mélangée avec des Algues du nannoplankton. Les récipients servant aux expériences sont, dans tous les cas, des fioles cylindriques à col étroit bouchées au coton. Elles sont placées sur un support oscillant d'un mouvement régulier de façon à maintenir l'homogénéité de la suspension et plus encore à assurer une aération convenable de toutes les parties du liquide.

Dans ces conditions je n'ai jamais observé d'engorgement de l'appareil filtrant chez les Cladocères en question, maintenus dans ce milieu pendant trois semaines. La filtration s'effectue régulièrement ainsi qu'on peut s'en assurer par des observations périodiques : on

constate nettement, cependant, que le seston tend constamment à s'accumuler à la base des appendices thoraciques et dans l'espace prébuccal. Mais les griffes terminales du postabdomen, relevées rythmiquement, nettoient avec régularité l'appareil filtrant, rejetant dans le milieu extérieur de gros flocons de seston.

Une expérience du même genre est également entreprise en introduisant les mêmes Cladocères dans une suspension de carmin extrêmement riche. Elle conduit à des constatations analogues. Le postabdomen dégage continuellement l'appareil filtrant dont les soies restent très propres. Il ne se produit pas d'engorgement durable et important.

Je reprends les mêmes essais avec des exemplaires des mêmes espèces provenant directement de petites flaques très sales et portant différents épibiontes ; on remarque notamment que sur les soies filtrantes et sur l'armature du postabdomen sont fixés de nombreux exemplaires de divers flagellés du nannoplankton. Cette fois on peut observer des phénomènes d'engorgement. Des particules organiques ou des grains de carmin adhèrent fortement aux soies de l'appareil filtrant. Le seston s'accumule dans le canal médian de cet appareil, sans que le postabdomen réussisse à le dégager.

La conclusion très nette de ces essais est que l'engorgement de l'appareil filtrant n'est pas uniquement fonction de l'abondance du seston dans le milieu et de la vitesse de renouvellement du contenu intestinal. *L'état de la surface des parties filtrantes influe sur leur aptitude à retenir et à trier le seston.* Or cet état, qui dépend évidemment de facteurs spécifiques et individuels est aussi très nettement lié, d'après mes observations, aux conditions du milieu, et notamment au degré de pollution. Il faut sans doute admettre l'influence de Bactéries se fixant sur les téguments et modifiant les propriétés de leur surface. En outre, c'est également dans des stations polluées que l'on peut observer une fixation d'épibiontes assez massive pour gêner mécaniquement les mouvements du postabdomen. Aussi est-ce dans ce genre de stations que l'on peut observer le plus souvent des phénomènes d'accumulation du seston dans l'appareil filtrant. Les Cladocères chez lesquels la vitesse de passage de la nourriture dans l'intestin est la plus petite sont ainsi défavorisés dans un milieu pollué, très riche en seston. En revanche, cette vitesse ne joue pratiquement aucun rôle dans une sus-

pension, même extrêmement riche, constituée par un tripton bien propre, contenant peu de matières organiques et très peu ou pas de Bactéries.

Si l'on rapproche ces conclusions des observations dans la nature, on peut interpréter, je crois, les particularités de la répartition de *Daphnia pulex* et de *Moina brachiata* précédemment signalées (p. 155). De même, la grande rareté de *Simocephalus netulus* dans les abreuvoirs très souillés peut être rapprochée du fait que les téguments de cette espèce, chez laquelle le renouvellement intestinal s'effectue relativement lentement, sont envahis avec une prédilection particulière par des commensaux ou ectoparasites. Dans les stations où je l'ai récoltée en compagnie de *Daphnia pulex*, j'ai souvent observé qu'elle portait des touffes de Vorticellidæ et des Euglénien, alors que la *Daphnie* était absolument indemne. Aussi, dans des eaux souillées, l'engorgement de l'appareil filtrant de *Simocephalus* se produit-il plus aisément.

Il est vraisemblable que des considérations analogues pourraient être envisagées à propos de *Sida crystallina*. Mais je possède encore trop peu d'observations concernant la fréquence et les conditions de la fixation d'ectoparasites sur cette espèce. Je rappellerai cependant (voir tableau V et les remarques formulées p. 136) que les eaux riches en tripton et d'aspect trouble dans lesquelles je l'ai parfois récoltée montraient toujours à l'analyse une teneur relativement faible en phosphates et en composés ammoniacaux solubles.

Quant à *Eurycercus lamellatus* je ne l'ai jamais trouvé que dans des eaux propres très peu ou pas polluées.

On voit par ces quelques exemples que la seule considération des conditions de la filtration et de l'absorption du seston peut contribuer à éclairer des aspects importants des problèmes qui nous occupent. Des recherches plus détaillées sur le rôle des ectoparasites et commensaux et les modifications que la fixation de certains d'entre eux apportent à l'état de la surface des organes filtrants seraient certainement de nature à préciser beaucoup nos connaissances sur l'écologie des Cladocères, surtout dans les stations de petites dimensions où ces phénomènes d'ectoparasitisme montrent le plus d'extension.

III. — *L'utilisation des divers constituants du seston absorbé.*

Immédiatement après l'étude de l'absorption, un autre problème se présente : celui du « coefficient d'utilisation » des différents éléments sestoniques ingérés.

L'utilisation directe des fins détritus organiques par les Cladocères a été admise, on le sait, depuis longtemps (WEISMANN, 1877). Non seulement NAUMANN (1917-1918), l'admet à son tour, mais il considère que ces détritus, et principalement ceux du nanno- et de l'ultratripton, constituent la source de nourriture la plus importante pour les Cladocères filtrateurs. Cette opinion s'appuie avant tout sur des observations dans des stations naturelles de montagne, riches en matières humiques et dans lesquelles la pauvreté du phytoplancton contraste vivement avec la présence de très abondantes et très florissantes populations de Cladocères. Dans ces conditions, il faut bien, ainsi que l'avait indiqué PÜTTER, admettre l'existence d'un autre appoint nutritif; mais au lieu de chercher cet appoint dans l'utilisation des substances dissoutes, NAUMANN en voit la source essentielle dans les détritus organiques les plus fins, qui constituent la masse fondamentale du contenu intestinal de tous les Cladocères dans les stations envisagées. Un examen systématique conduit en effet cet auteur à constater une relation entre l'aspect du contenu intestinal et l'état plus ou moins florissant des animaux. D'après ses observations, un tube digestif rempli d'une masse dense d'un détritus brunâtre, parsemée seulement de quelques débris de Flagellés, va constamment de pair avec un état très florissant des individus observés. A partir de ces constatations, NAUMANN conclut à l'importance primordiale des détritus organiques pour la nutrition des Cladocères en général et même de tous les Entomostracés filtrateurs; les Algues, même celles du nannoplancton, ne joueraient jamais qu'un rôle secondaire. Cependant, WOLTERECK soutient depuis très longtemps une opinion différente, clairement résumée dans un important mémoire (1928). Cet auteur estime que les Algues de nannoplancton, Protococcales, petits Flagellés, constituent la nourriture essentielle de tous les Cladocères pélagiques et que les détritus en suspension n'ont qu'une valeur nutritive négligeable pour ces espèces. Mais il admet que pour certaines formes habitant les étangs et les petites

mares, des détritux organiques peuvent constituer une nourriture suffisante. Ces conclusions ont le mérite de s'appuyer non seulement sur des observations dans la nature, mais encore sur les résultats de très nombreux élevages.

WAGLER (1925), dans son article relatif aux procédés d'élevages, distingue d'ailleurs également des Cladocères phytophages (formes pélagiques) et ceux qui se nourrissent principalement de détritux (formes littorales ou habitant les petites flaques : *Daphnia magna*, *Daphnia pulex*, etc.).

En ce qui concerne la valeur nutritive des Algues monocellulaires, tous les auteurs ont été amenés à distinguer les espèces munies d'une carapace ou d'une coque résistante et les formes délicates, à membrane mince et fragile. Une mastication véritable n'existant pas chez les Cladocères filtrateurs, les formes à membrane résistante traversent entièrement l'intestin en demeurant morphologiquement intactes et l'on a pensé pendant longtemps qu'elles n'étaient pas utilisées. Il en serait ainsi, par exemple, de certaines Protococcales appartenant aux genres *Chlorella*, *Scenedesmus*, *Raphidium*, de Flagellés des genres *Lepocinclis*, *Chrysococcus* et *Trachelomonas*. Mais on admet actuellement que les *Daphnies* sont capables de digérer partiellement des Algues à travers une membrane cellulosique ou une carapace de pectine demeurée intacte. DEHN (1930) a constaté le fait chez *Daphnia magna* dont les ferments intestinaux n'attaquent ni la cellulose, ni la pectine, ne corrodent que difficilement l'amidon, mais digèrent les albumines et les graisses. A travers leur membrane intacte, des *Chlorelles* ou des *Gonium* sont ainsi partiellement utilisés et peuvent même être entièrement digérés s'ils passent plusieurs fois dans l'intestin.

On peut penser qu'il y a là des phénomènes à caractère général, se retrouvant chez tous les Cladocères, avec des différences spécifiques en relation avec la vitesse de renouvellement du contenu intestinal et l'activité plus ou moins marquée des sécrétions digestives. Ces différences expliquent sans doute le désaccord régnant entre les auteurs à propos de l'utilisation de formes comme les *Raphidium* et les *Scenedesmus* ; tandis que RYLOV (1935), considère en effet avec NAUMANN ces Protococcales comme inutilisables et que WAGLER (1925) estime même qu'elles peuvent être nuisibles à cause de leurs arêtes aiguës, STORCH (1925 b) admet qu'elles peuvent constituer une bonne nourriture pour les *Daphnies* péla-

giques. En réalité, leur utilisation doit varier selon les espèces et sans doute aussi selon le stade de développement des Protococcales considérées. Il y a évidemment là toute une série de problèmes à aborder par l'observation et l'expérience.

Pour ma part je me suis attaché à rechercher quels éléments du seston jouent réellement un rôle prépondérant pour la nutrition des Cladocères dans les divers types de petites mares, flaques et abreuvoirs des campagnes que j'explorais. *A priori*, il semblerait qu'on doive se trouver en présence de conditions nutritives extrêmement variées, avec des différences considérables portant sur la nature et sur l'abondance relative des Algues, des Bactéries et des diverses catégories de détritus. J'ai entrepris pour m'en rendre compte des observations dans un certain nombre de stations, choisies parmi les plus caractéristiques des différents types de mares communs dans le domaine étudié.

B. — Observations sur la valeur nutritive des divers constituants du seston dans quelques types de petites mares.

Ces stations ont été l'objet, pendant deux à quatre ans, d'observations suivies, portant à la fois sur les conditions physico-chimiques et sur l'évolution de la flore et de la faune. On trouvera dans le tableau VII des données numériques concernant le régime thermique, les variations du pH et de la composition chimique. Ces données sont de nature à éclairer les indications qui suivent touchant les rapports du tripton, des Bactéries, du phytoplancton et des Cladocères. Remarquons également ici, une fois pour toutes, qu'il n'y avait de poissons dans aucune de ces stations au moment où ont eu lieu les observations.

La récolte du matériel et toutes les mesures physico-chimiques sont effectuées comme il a été dit au début de ce travail.

J'ai indiqué déjà sommairement, dans le chapitre général sur les techniques, les procédés employés pour l'examen du matériel récolté. Dans bien des cas, l'observation effectuée sur l'animal vivant ou sur une préparation temporaire est suffisante pour fournir les indications essentielles, surtout lorsqu'on a affaire à des stations

et des animaux qu'on connaît bien. On peut utiliser les remarques suivantes que j'emprunte à NAUMANN (1917-18) :

a) Si la masse du contenu intestinal présente en avant une couleur verte qui s'altère progressivement et passe au brun vers la région anale, on peut conclure à la prédominance des Flagellés délicats *effectivement digérés*.

b) Si cette masse est dès le début brun-rougeâtre, il s'agit de détritits humiques, généralement allochtones.

c) Si une couleur grisâtre domine partout, il s'agit de détritits autochtones d'origine planctonique, parmi lesquels existent toujours, en plus ou moins grande abondance, des Bactéries.

TABLEAU VII. — *Caractères physico-chimiques de quelques stations de Cladocères à Greffiers près de Rambouillet et à Neuville-Saint-Sépulchre. Juillet-Novembre 1936.*

Stations	Température maxima	Amplitude maxima des variations diurnes de température	pH	P ² O ⁵ mgr. /litre	NH ³ mgr. /litre	Nitrites et Nitrates
Mare Ronde . . .	27°5	10°5	7,1 à 8,7	1,2 à 3,9	0,8 à 12,4	+++
Mare de l'Eglise . .	26°5	14°	7,1 à 8,4	2,7 à 7,8	8,2 à 15,5	+++
Mare La Cave. Herbière à Lemna . . .	24°	6°	6 à 7,1	0,50 à 0,90	0,40 à 0,85	++
Mare La Cave. Eau libre	26°5	9°5	7,2 à 8,6	0,015 à 0,03	traces	néant
Mare La Cave. Abreuvoir	27°	9°5	7,2 à 8,9	0,40 à 0,70	0,60 à 0,90	traces
Sablière de Greffiers .	17°5	5°	6,8 à 7,1	0,15 à 0,20	0,01 à 0,05	néant
Trou aux Loups. Eau libre	19°5	8°2	6,2 à 6,6	0,05 à 0,10	0,15 à 0,20	néant
Trou aux Loups. Débris près du bord .	19°	8°	6,2 à 6,5	0,15 à 0,25	0,05 à 0,40	néant
Mare des Violettes .	27°	9°	6,8 à 7,4	0,8 à 1,2	0,50 à 1,2	néant
Mare du Domaine à la Gourdonnerie . . .	27°5	11°	7,4 à 8,6	3,2 à 6,5	6 à 10,5	+++
Fosse Augay à la Gourdonnerie	17°	5°5	7,1 à 7,6	0,7 à 1,2	0,50 à 0,90	traces
Mare des Entes . . .	25°5	10°5	7,3 à 8,5	1,2 à 3,7	1,5 à 7,2	+++

Je rappellerai que la plupart des indications concernant le phytoplancton m'ont été très aimablement fournies par M. LEFÈVRE du Laboratoire de Cryptogamie du Muséum National, et celles relatives aux Bactéries par M. DUCHE, du Service d'Hygiène de la Ville de Paris. Pour ces dernières, il n'a pas été fait de déterminations spécifiques ; on s'est borné, pour le moment, à faire des numérations approximatives et à classer les Bactéries d'après leur action sur les protéïdes (Bactéries liquéfiantes et non liquéfiantes). Les indications ainsi obtenues, pour sommaires qu'elles soient encore, m'ont paru susceptibles d'être retenues et discutées.

1. — *Le Trou aux Loups en Forêt de Rambouillet.*

(Voir Planche I).

Dans cette flaque de forêt très petite (quelques dizaines de mètres carrés) et très peu profonde, j'ai trouvé onze espèces de Cladocères qu'on peut, au point de vue de leur genre de vie, diviser en deux groupes : 1° *Daphnia longispina* var. *litorialis*, *Daphnia pulex* forme *cristata*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Ceriodaphnia megops* et *Scapholeberis mucronata* var. *cornuta*, qui vivent, les quatre premières espèces en pleine eau, la cinquième seulement près du bord, en surface ; 2° *Macrothrix laticornis*, *Simocephalus vetulus*, *Ceriodaphnia rotunda*, *Peracantha truncata*, *Chydorus sphaericus* et *Leydigia Leydigii* qui se tiennent continuellement à peu de distance ou au contact même du fond, sur le pourtour.

Nature du fond. — Le fond est uniformément constitué par une vase végétale brune (brindilles, feuilles de chêne et glands) provenant de la forêt environnante.

Nature et abondance du tripton. — On observe à ce sujet d'importantes variations dont le facteur essentiel est l'agitation produite dans cette flaque minuscule par les arrivées d'eau de ruissellement. Après les fortes pluies, on note une grande abondance de détritiques organiques (nanno- et microtripton) provenant de la vase du fond et soulevés jusqu'en surface. Cet état de choses se maintient aussi longtemps que la période pluvieuse. Durant les périodes de beau temps, l'eau libre se clarifie assez vite et ne contient bientôt plus qu'un tripton extrêmement fin, très peu abondant. Mais au voi-

sinage du fond et sur le pourtour, l'agitation due à l'activité d'un grand nombre d'organismes maintient constamment en suspension un abondant tripton du nanno- et de l'ultratypé.

Bactéries. — Les Bactéries protéolytiques et non protéolytiques sont également peu abondantes.

Phytoplancton. — D'une façon très générale, dans cette station, la flore d'Algues à membrane cellulosique est peu abondante, mais riche en espèces. Les Flagellés dominent nettement : *Trachelomonas volvocina* est très abondant, ainsi qu'une grande Euglène, *Euglena deses* (qui peut avoir jusqu'à 150 μ). De plus, on trouve en très grande quantité à certains moments deux espèces de *Mallomonas* : *Mallomonas caudata* et un autre non déterminé. Outre ces formes dominantes, on note encore la présence de quelques autres Euglènes de grande taille, telles que *Euglena oxyuris* var. *minor* (200 à 300 μ).

Nutrition des Cladocères. — Certains des Cladocères qui vivent près du fond présentent en toutes saisons un contenu intestinal brun foncé, attestant la constante prédominance des débris végétaux allochtones dans le seston qu'ils ingèrent. *Leydigia Leydigii* ainsi que *Macrothrix laticornis* semblent s'accommoder fort bien de ce régime nutritif ; cette dernière espèce, en particulier, est extrêmement abondante sur tout le pourtour, à la surface des débris. Par contre, *Ceriodaphnia rotunda*, *Simocephalus vetulus* et *Chydorus sphaericus* ne semblent pas trouver ici de bonnes conditions de nutrition ; ces espèces ne font que de très courtes apparitions, quoique les autres facteurs importants, pH, régime thermique, oxygénation, ne leur soient nullement défavorables. *Peracantha truncata* pullule pendant les périodes où les Flagellés sont le plus abondants et on constate alors que chez cette espèce le contenu intestinal des individus les plus florissants est vert.

Les observations relatives aux autres Cladocères, *Daphnia*, *Ceriodaphnia* et *Scapholeberis*, mettent en évidence un régime nutritif soumis à des variations intéressantes. Lorsque *Mallomonas caudata* abonde dans la station, il fournit la masse fondamentale du contenu intestinal de tous ces Cladocères. Cet état de choses dure généralement peu de temps ; tandis que la densité de la population de *Daphnies* augmente, on voit les Flagellés devenir progressivement moins abondants, puis disparaître complètement. Le seston ne contient plus alors d'Algues susceptibles d'être absor-

bées. Le tube digestif des *Ceriodaphnia pulchella* et *megops* qui vivent surtout près du bord est garni uniquement de détritrus brunâtres. Celui des *Daphnies* récoltées en surface, aussi bien chez *Daphnia pulex* que chez *Daphnia longispina*, apparaît par contre absolument vide. Celui de *Scapholeberis* est toujours garni de détritrus, ce qui s'explique par le fait que cette espèce demeure constamment à proximité du rivage.

Le fait de récolter ainsi, durant certaines périodes, une forte proportion de la population de *Daphnies* ayant l'intestin complètement vide a retenu naturellement mon attention. Je rapporterai donc avec quelques détails mes observations sur ce point. Du 17 juin au 16 septembre 1936, l'intestin de toutes les *Daphnies* (*D. longispina* et *D. pulex*) récoltées en surface est bourré de *Mallomonas* écrasés. Vers le 18 septembre, le pullulement des *Daphnies* atteint son maximum, coïncidant approximativement avec la disparition complète des *Mallomonas*. Le 22 septembre, au milieu de l'après-midi, l'eau étant très limpide, tous les individus récoltés en surface en grande quantité ont l'intestin *rigoureusement vide*. Des prises faites en profondeur révèlent qu'un petit nombre de *Daphnies* se trouvent également réparties dans la masse d'eau jusque vers le fond. Le tube digestif de celles-ci est garni à moitié ou au tiers par le détritrus végétal allochtone caractéristique de la station. La profondeur totale de la flaque, au milieu, est à cette époque de 1 m. 50 à 2 mètres.

Une heure après le coucher du soleil, le tableau des observations change : *Daphnia longispina* est devenue extrêmement rare en surface, presque toute la population est près du fond ; le tube digestif de tous les exemplaires récoltés contient à ce moment une plus ou moins grande quantité de détritrus bruns. Le lendemain matin, à 7 h. 15, les quatre cinquièmes des *Daphnies* sont en surface, les unes ayant déjà l'intestin vide, les autres ayant encore un peu de détritrus dans l'anse intestinale postérieure. Au milieu du jour, mêmes remarques que la veille. Le temps est clair ; on peut estimer à trois quarts environ la proportion des *Daphnies* nageant en surface ; leur intestin est rigoureusement vide. Cette situation se maintient *pendant environ 12 jours*. Au bout de ce temps, des pluies abondantes soulèvent la vase dans la flaque et toutes les *Daphnies* (*longispina* et *pulex*) présentent, en quelque point qu'on les récolte, un tube digestif entièrement rempli d'une masse

brunâtre granuleuse, formée de particules de micro- et de nanno-tripton; ce nouvel état de choses dure encore à la fin de novembre, lorsque je suis amené à espacer mes observations.

On peut retenir divers points des observations précédentes. Il apparaît tout d'abord que les déplacements verticaux des *Daphnies* étaient pendant toute cette période sous la dépendance directe du facteur lumière. Dans cette flaque peu profonde, peu polluée et légèrement humique, les conditions physico-chimiques telles que pH , concentration en sels et en gaz dissous varient très peu au cours de la journée; il en résulte que la lumière agit pratiquement ici comme dans un milieu expérimental de composition constante, c'est-à-dire par la simple et directe influence de ses variations d'intensité. Les *Daphnies* descendent donc la nuit, puis au cours de la journée sont fortement attirées, en majorité du moins, vers la surface. Il y a là un rythme diurne remarquable, car il est inverse de celui qu'on observe habituellement dans les grands lacs. Or, les *Daphnies* se trouvent amenées par ces déplacements dans une zone où la nourriture manque entièrement.

Y demeurent-elles longtemps quand leur tube digestif est complètement vide? La question se pose, en effet, car rien ne permet d'affirmer que les individus qui nagent en surface soient les mêmes durant toute la journée.

On pourrait se demander si au bout d'un certain temps les *Daphnies* affamées ne regagnent pas le fond sous l'effet d'une « attraction » qu'exercerait le tripton nutritif. NAUMANN (1924 c) a justement cru constater chez les Cladocères (chez les *Daphnies* en particulier) les manifestations d'un phénomène de ce genre qu'il nomme *sestotaxis* et il écrit textuellement qu'en cas de conflit, cette *sestotaxis* domine l'influence de la lumière. S'il en était ainsi, dans les conditions décrites ci-dessus, la majorité des *Daphnies* devrait se tenir près du fond de la flaque. Or, au lieu de cela nous observons que les trois quarts environ de ces Cladocères sont près de la surface, à midi, et que tout se passe comme si le phototropisme intervenait seul, produisant la répartition typique que l'on constate dans les études expérimentales, à savoir séparation des *Daphnies* en deux groupes, le plus nombreux étant composé d'individus relativement photopositifs, le second d'individus relativement photonégatifs. On peut donc affirmer que la *sestotaxis*, en admettant

même qu'un tel phénomène existe, ne domine pas ici le phototropisme.

Notons d'ailleurs qu'en l'absence de toute « attraction » par le seston, l'affaiblissement dû à une inanition prolongée amènerait obligatoirement les animaux sur le fond au bout d'un certain temps. Mais le simple jeu des déplacements diurnes liés au phototropisme écarte ici la possibilité de ce cas extrême. *Daphnia longispina* supporte ces alternatives d'inanition temporaire et de réplétion. Cependant, elle ne semble pas s'accommoder très bien de la nourriture constituée presque uniquement par les détritus allochtones de cette station, auxquels s'ajoutent seulement, de loin en loin, quelques débris de petites Euglènes. On remarque aisément que cette espèce est beaucoup plus florissante lorsqu'existent en abondance dans la station les *Mallomonas* ou d'autres petits Flagellés délicats ; la reproduction parthénogénétique est alors beaucoup plus active (moyenne 6-10 à 5-7 œufs par ponte en présence de nombreux Flagellés, contre 1-3 lorsque la nourriture est seulement constituée par les détritus et de rares Euglènes) et l'aspect des Daphnies est beaucoup plus florissant.

Ces constatations sont indépendantes de la saison. J'ai pu les faire aussi bien en juillet qu'en octobre. En l'absence presque complète de Flagellés utilisables, *Daphnia longispina* peut, certes, se maintenir dans cette station pendant des mois, mais la densité et la vigueur de la population diminuent manifestement ainsi que la reproduction parthénogénétique. Il est évident que les détritus allochtones qui prédominent dans cette station sont, réduits à eux-mêmes, une nourriture médiocre pour cette espèce.

Dans les mêmes conditions, la *Daphnia pulex* à carène développée qui existe ici en petite quantité paraît se comporter un peu différemment. En l'absence prolongée et presque complète de Flagellés, la densité de sa population croît légèrement par rapport à celle de *Daphnia longispina*. Elle s'accommode donc un peu mieux que cette dernière d'une absence prolongée de Flagellés. Toutefois, elle ne devient jamais abondante.

II. — *La Mare de l'Église à Greffiers.*

Cette station est un type excellent de petite mare de village extrêmement polluée. On n'y trouve de façon permanente qu'un seul Cladocère, existant d'ailleurs en très grande abondance : *Daphnia pulex* forme typique; en outre *Moina brachiata* fait parfois, en été, de courtes apparitions.

Nature du fond. — Le fond est recouvert d'une couche de vase noirâtre, essentiellement constituée par des matières organiques, mélange de produits excrémentiels provenant d'une écurie voisine et débris d'organismes planctoniques.

Nature et abondance du tripton. — Le tripton du nanno- et de l'ultra-type est très abondant dans toute l'eau libre et surtout près du fond. Il est surtout constitué : a) par les particules organiques provenant de l'égout d'écurie; b) par les produits du métabolisme et de la destruction des nombreux microorganismes développés à partir des matières excrémentielles. Le rapport entre ces deux catégories d'éléments, allochtones et autochtones, peut varier de façon notable. Comme dans la station précédente, les pluies peuvent accroître temporairement l'abondance des particules en suspension en soulevant la vase, mais ce facteur passe ici très nettement au second plan. L'agitation superficielle de l'eau par des canards, qui viennent y barboter exceptionnellement pendant des périodes très courtes, n'a pas non plus de conséquences très importantes ni très durables.

Bactéries. — Cette mare est caractérisée par une extrême abondance des Bactéries, avec prédominance très marquée des formes protéolytiques.

Phytoplancton. — Le Phytoplancton contient relativement peu d'espèces et présente des variations quantitatives rapides et considérables. Les espèces dominantes sont un Flagellé à coque, *Lepocinclis texta*, et un *Chlamydomonas* (espèce non déterminée). On trouve également à certains moments *Eudorina elegans*, plusieurs *Chlorelles*, de très grands *Phacus* et parfois aussi quelques Euglènes, telles qu'*Euglena spirogyra*. A plusieurs reprises, j'ai observé la disparition brusque ou très rapide de certaines de ces formes

puis leur réapparition. La seule espèce constamment présente est *Lepocinclis texta*.

Nutrition des Cladocères. — L'examen du tableau VIII permet différentes remarques. On peut passer rapidement sur ce qui se rapporte à *Moina brachiata* qui, en 1937, apparaît fin août et disparaît à l'entrée de l'automne sans avoir pris à aucun moment une grande extension; il est certain que cette mare ne présente pas pour cette espèce des conditions très favorables et il semble que cela est en rapport, si l'on s'en tient à ce que nous avons vu précédemment, avec la pauvreté relative en particules argileuses en suspension. Les exemplaires récoltés présentent un contenu intestinal absolument comparable à celui de *Daphnia pulex* récolté au même point et au même moment.

On peut faire des remarques beaucoup plus intéressantes en ce qui concerne *Daphnia pulex*. Lors de mes premières visites (juillet-août 1936) cette espèce existe par myriades dans toute la station et, d'après l'examen du contenu intestinal, se nourrit essentiellement d'un *Chlamydomonas* très abondant à ce moment. Au milieu de la masse constituée par des débris de ce *Chlamydomonas*, on trouve dans le tube digestif de nombreux exemplaires de *Lepocinclis texta* qui sortent de l'intestin avec la coque intacte mais *dépourvus de leur Flagellum*. Les *Daphnies* sont à ce moment très florissantes, la reproduction parthénogénétique est relativement abondante, la densité de la population augmente rapidement jusqu'à la fin d'août.

A partir du début de septembre, le *Chlamydomonas* disparaît complètement. Il ne reste comme Flagellés délicats que de petites *Euglènes*, d'ailleurs extrêmement peu nombreuses; leur apport nutritif est négligeable quantitativement, mais il ne l'est peut-être pas qualitativement. *Lepocinclis texta* demeure très abondant. Pendant deux mois (septembre-octobre) on trouvera presque uniquement, et en grande quantité, dans le contenu intestinal des *Daphnies* ce Flagellé, en apparence intact, seul ou enrobé, selon l'heure et le lieu de la récolte, dans une masse de détritus organiques brunâtres et de Bactéries.

La relation qui existe entre la présence de ces détritus en plus ou moins grande abondance dans le contenu intestinal et l'heure de la récolte est intéressante à noter ici encore. Elle tient, comme au Trou aux Loups, à des déplacements verticaux périodiques des

Daphnies, déplacements qui sont ici encore sous l'évidente dépendance de la lumière; mais selon un déterminisme plus complexe, à cause des importantes variations diurnes de la teneur en acide carbonique dans la mare. On sait en effet que ce composé a une influence essentielle sur le phototropisme des Cladocères (ROSE, 1925-29; NAUMANN, 1934 a). Quand la quantité d'acide carbonique dissous est élevée, comme c'est justement le cas ici, son influence sur les variations de la sensibilité des Cladocères à la lumière domine très nettement et il en résulte ceci : la montée en surface s'observe à la fin de l'après-midi et le matin au petit jour, parce qu'à ce moment l'accumulation de CO_2 suscite chez les *Daphnies* un phototropisme positif intense; au milieu du jour, au contraire, l'acide carbonique étant presque entièrement consommé par le phytoplancton dans les régions superficielles ($\text{pH} = 7,6$ à $7,9$), les *Daphnies* ne sont plus que très faiblement photopositives dans ces régions; la plupart d'entre elles descendent alors à 40 ou 50 centimètres de profondeur. Il y a là, comme l'on voit, un cycle de déplacements verticaux fort différent de ce que l'on observait au Trou aux Loups. Les conséquences sont toutefois très comparables en ce qui concerne les conditions de la nutrition, celle-ci étant encore caractérisée par une *absorption intermittente de détritus*.

Lorsqu'il n'y a pas de *Chlamydomonas* dans la station, on constate que l'intestin de toutes les *Daphnies* récoltées depuis le voisinage du fond jusqu'à 30 centimètres environ au-dessous de la surface est rempli de détritus. Par contre, celui des *Daphnies* récoltées immédiatement sous la surface contient uniquement *Lepocinclis texta*, ingéré en grande quantité. Dans de telles conditions, le taux de la reproduction parthénogénétique tombe extrêmement bas : 1 à 2 œufs par ponte, avec une proportion importante de ♀ complètement stériles (tableau VIII). Néanmoins, comme la mortalité est très faible, en l'absence de toute cause de destruction massive des *Daphnies*, cette reproduction suffit à maintenir la forte densité de la population. Mais l'aspect peu florissant des animaux, joint à la réduction extrême de la reproduction parthénogénétique, atteste l'existence de très mauvaises conditions de nutrition et prouve que si *Lepocinclis* est utilisé par *Daphnia pulex*, à travers sa coque, c'est dans une très faible mesure.

A partir du mois de novembre, de petites Euglènes se multiplient dans la mare. On les retrouve en assez grande abondance dans le

tube digestif des *Daphnies* qui deviennent plus florissantes. Quand je reprends mes observations, au printemps, le *Chlamydomonas* a reparu. A ce moment, les *Daphnies* montrent de nouveau un aspect très florissant et une reproduction parthénogénétique abondante. Il est clair que *Chlamydomonas* et *Euglena* fragiles sont pour *Daphnia pulex* une nourriture bien meilleure que les détritiques organiques, même lorsque ces derniers contiennent, comme c'est le cas dans cette mare, une forte proportion de substances de déchets d'origine animale et un grand nombre de Bactéries.

III. — La Mare Ronde à Greffiers.

(voir Planche I).

Cette flaque de quelques dizaines de mètres carrés, située dans une cour de ferme à quelques pas de la précédente, est encore une mare très polluée, mais d'un type fort différent. En effet, elle est souillée directement par les bestiaux et les volailles qui viennent y boire ou y barboter. Ce fait présente une très grande importance; on peut même dire que les caractéristiques les plus notables de la station en découlent.

Les observations ont été poursuivies pendant deux ans. En été 1936, l'accès de la mare est libre; elle sert d'abreuvoir à la fois pour les bestiaux et pour les canards et elle a, au maximum, un mètre de profondeur au milieu. L'année suivante, on enlève la vase, au centre, jusqu'à 1 m. 80 environ et on entoure complètement de grillage: la mare ne sert plus d'abreuvoir à bestiaux; seuls les canards continuent à venir y barboter. Nous distinguerons soigneusement les observations relatives à chacun de ces états de choses successifs.

Nature du fond. — a) Été de 1936. — Les visites très fréquentes du bétail qui s'avance fort loin dans la flaque pour boire, ainsi que la présence permanente des canards, ont pour conséquence un brassage continu de toute la masse de cette eau si peu profonde. Aussi une vase régulièrement stratifiée, analogue à celle qui existe sur le fond des stations précédentes, ne peut-elle se former ici; le fond est constitué par un mélange de substances organiques (matières excrémentielles surtout) et d'argile. Cela donne une vase d'un jaune ocreux, très finement divisée, sans cesse remaniée et très

riche en substances nutritives, présentant par conséquent des conditions éminemment favorables au pullulement d'une quantité de microorganismes.

b) Été de 1937. — Le brassage par les bestiaux a cessé. Au centre, la vase se dépose lentement; sur le pourtour, l'épaisseur de la couche d'eau restant très faible, l'agitation due aux canards rend encore impossible une stratification et maintient des conditions assez semblables à ce qui se passait dans toute la flaque l'année précédente.

Nature et abondance du tripton. — a) Été de 1936. — Le brassage continu et intense soulève évidemment une quantité considérable d'argile et de matières organiques. Une forte proportion de particules argileuses reste en suspension colloïdale grâce au pH alcalin (de 7,1 à 8,7, voir tableau VII). L'eau est donc toujours et partout extrêmement trouble, avec une coloration qui va du jaune-ocre au jaune-vert selon que les Algues existent en plus ou moins grande abondance dans le seston. Aux particules argileuses qui prédominent dans le tripton se mêle intimement une suspension complexe de matières organiques, très comparable à ce que l'on obtient quand on délaye expérimentalement dans l'eau des excréments de canards ou de ruminants pour préparer certains milieux d'élevage traditionnels.

b) Été de 1937. — La quantité de détritus en suspension est beaucoup moindre au centre. D'autre part, la proportion de matières organiques dans le tripton est beaucoup moins élevée du fait de la disparition de l'apport excrémental très important fourni l'an dernier par les bovidés.

Bactéries. — Ce qui frappe tout d'abord (en septembre tout au moins) c'est le très petit nombre de Bactéries dans le seston de cette station fortement polluée; ce fait est sans doute en rapport avec le développement considérable du phytoplancton. Mais il faut noter qu'on trouve dans la vase du fond une grande abondance de Champignons et, en particulier, des formes comme *Cephalosporium album* qui prolifèrent sur les matières organiques en décomposition.

Phytoplancton. — a) Été de 1936. — La station est caractérisée par un développement du phytoplancton, et en particulier des Flagellés, infiniment supérieur à ce que nous avons observé dans les stations précédentes : *Trachelomonas volvocina* (et deux autres espèces du

même genre) *Euglena viridis*, *Euglena tripteris*, deux *Chlamydomonas* et un *Cryptomonas* sont les formes dominantes avec, à certains moments, différents *Phacus* (*longicauda*, *curvicauda*, *platalea*, *pyrum*, etc.) dont l'importance est moindre pour ce qui nous occupe⁽¹⁾. La production de Flagellés est si intense que, durant toute la saison, elle excède très largement la consommation par les Cladocères, quoique ceux-ci pullulent également en énorme quantité.

b) Été de 1937. — Le développement du phytoplancton, encore très considérable, est loin d'atteindre cependant l'intensité observée l'année précédente. La couleur verte des Flagellés n'arrive jamais à dominer complètement la teinte jaune de l'argile. Cela est assurément dû à la diminution de l'apport en matières organiques fertilisantes. On trouve toujours *Trachelomonas volvocina* en grande quantité, ainsi que plusieurs *Phacus*. Il n'y a plus de *Chlamydomonas*, mais *Euglena viridis* et *Euglena tripteris* sont très abondantes au début de la saison. (La dernière de ces espèces ne semble pas susceptible d'être absorbée par les Cladocères).

Vers la fin de la saison tous ces Flagellés se raréfient considérablement.

Nutrition des Cladocères. — a) Été de 1936. — Le Cladocère dominant en été est *Moina brachiata*. *Daphnia pulex* existe également, mais en beaucoup moins grande abondance. Forme d'eau chaude, *Moina* disparaît au début de l'automne, tandis que *Daphnia pulex*, demeurée seule, se multiplie abondamment. Les observations à ce sujet, résumées par le tableau VIII, appellent toute une série de remarques. Tout d'abord on constate, ici comme dans la mare de l'Eglise, que le contenu intestinal a un aspect semblable chez les deux espèces à un même moment. Du 19 août au 18 septembre, ce contenu est toujours constitué par une masse dense de Flagellés écrasés, *Chlamydomonas* et *Euglena*, que l'on voit d'ailleurs encore intacts dans l'espace prébuccal. Dans cette masse sont enrobés des *Trachelomonas* et parfois des *Phacus* en apparence intacts. Corrélativement à cette nourriture de Flagellés, on note un aspect très florissant des *Cladocères* et une reproduc-

(1) Sauf peut-être *Phacus pyrum* : les faibles dimensions et la membrane relativement mince de cette espèce permettent en effet d'envisager son utilisation par les *Daphnies*.

tion parthénogénétique constamment très abondante (tableau VIII : 15 à 20 œufs par ponte chez *Daphnia pulex* ; 24 à 30 chez *Moina brachiata*). Cette constatation concorde avec ce qu'on a vu dans les mares précédentes pour les espèces du genre *Daphnia*.

Mais un fait frappe particulièrement au cours des observations. Malgré cette reproduction extrêmement florissante, *Moina brachiata*, qui pullule jusqu'à la fin d'août, devient brusquement très rare au début de septembre. *Daphnia pulex* au même moment devient également moins abondante. Une hécatombe soudaine s'est produite ; comme cette population était composée d'animaux très florissants, il ne peut s'agir que de l'intervention brutale d'un facteur externe. L'examen des valeurs de la température prises le matin et l'après-midi met l'action directe de ce facteur hors de cause. Il ne semble pas non plus, au premier abord du moins, qu'il puisse s'agir d'un phénomène d'asphyxie, car la teneur minima en oxygène dans la masse de l'eau (0 cm³ 30 par litre) reste nettement supérieure (comme on le verra plus loin) aux exigences de *Moina brachiata*. Cependant, au contact immédiat du fond, on ne trouve le matin que des traces extrêmement faibles de ce gaz. Pour que cette circonstance devienne dangereuse, il faudrait qu'une autre circonstance quelconque ait d'abord provoqué l'affaiblissement des animaux et leur chute sur le fond. Or, j'avais remarqué quelques jours avant cette brusque raréfaction des Cladocères un développement énorme de *Vorticellidae* sur les *Moina* ; ces dernières étaient couvertes de touffes serrées d'*Epistylis* fixées sur la carapace, les antennes, le postabdomen, le bord ventral des valves. D'autre part, le développement du phytoplancton atteignait son maximum ; l'eau était intensément verte, quoiqu'elle contînt toujours, comme précédemment, beaucoup d'argile en suspension. La station était donc surtout caractérisée à ce moment par une extrême abondance de seston et toutes les conditions étaient remplies pour que se produise l'engorgement de l'appareil filtrant des Cladocères présents dans la flaque. Effectivement, on pouvait constater que cet appareil fonctionnait de façon très défectueuse chez beaucoup d'individus récoltés et qu'il en résultait un affaiblissement plus ou moins rapide des animaux.

A une seconde poussée des Algues, vers le 20 septembre, correspondit la disparition des rares exemplaires de *Moina* qui avaient survécu. La disparition simultanée de *Daphnia pulex* prouvait là

encore que l'action directe de la température n'était pas en cause. Le facteur décisif était visiblement l'extrême richesse de l'apport en éléments fertilisants, entraînant le pullulement des microorganismes et une surabondance extrême du seston.

En juillet 1937, les deux *Chlamydomonas* n'ont pas reparu, mais des *Euglènes* de petite taille existent en abondance. Le résultat est aussi favorable, au point de vue nutritif, pour *Moina brachiata* : aspect très florissant, nombre d'œufs considérable. Mais l'ensemble du phytoplancton n'atteint pas de beaucoup le développement de l'an dernier ; aussi, la consommation des Cladocères aidant, la disparition presque complète des *Euglènes* survient au début de septembre.

Vers le 15 du même mois, le contenu intestinal chez *Moina brachiata* comme chez *Daphnia pulex* est constitué par un détritus jaune-brunâtre, argile mélangée de débris organiques. On note au même moment une diminution considérable du nombre d'œufs parthénogénétiques et un aspect assez peu florissant des Cladocères. Ainsi, dans cette station encore, le tripton, quoique particulièrement riche en substances organiques a manifestement, pour les *Moina* comme pour les *Daphnies*, une valeur nutritive très inférieure à celle de Flagellés délicats tels que *Chlamydomonas* ou *Euglènes*.

IV. — La Mare la Cave à Greffiers.

Plus vaste et plus profonde que les précédentes (approximativement 60 mètres sur 40 et 3 à 4 mètres de profondeur) et assez peu polluée, sauf en des zones restreintes (voir Tableau VII), cette mare va nous fournir un exemple de station présentant des régions ou « niches écologiques » bien distinctes. Les conditions du milieu sont très différentes, en effet, au centre de l'eau libre et sur les diverses parties du rivage. Nous avons à faire ici à un étang en miniature, facile à explorer en détail, où cependant l'absence de tout courant et de toute agitation (cette mare étant absolument stagnante) maintient de façon idéale l'individualité des diverses régions. Je me bornerai à rapporter ici à titre d'exemple, les observations recueillies pendant l'été de 1936.

Plantes supérieures. — Une ceinture touffue de plantes aquatiques (essentiellement constituée par des Potamogetons) existe de

façon continue à quelques mètres du rivage et isole complètement la région centrale en faisant obstacle aux courants de convection qui pourraient se produire entre cette région et les diverses zones littorales.

Nature du fond. — La mare a été récemment nettoyée et vers le centre il n'existe que très peu de vase organique. Sur le pourtour, on distingue aisément les régions suivantes : 1° une plage qui sert d'abreuvoir ; le fond y est d'argile mélangée de faibles quantités de fiente ; 2° sous un groupe de saules, le fond est couvert de débris allochtones, brindilles et feuilles mortes ; 3° un grand herbier envahi par la *Lemna minor*, où le fond est constitué par une vase noire sapropelique provenant surtout des débris de *Lemna*.

Nature et abondance du tripton. — Le tripton est composé surtout de débris d'organismes planctoniques ; il est extrêmement peu abondant au centre près de la surface. Sur le pourtour, là où la couche d'eau est très mince, il existe en quantité un peu plus grande et est constitué par la mise en suspension de particules provenant de la vase sous-jacente.

Phytoplancton. — Du point de vue qui nous intéresse, le phytoplancton de cette station est caractérisé : 1° quantitativement, par sa très faible abondance ; 2° qualitativement, par la prédominance très nette de formes peu ou pas du tout utilisables par les Cladocères. On trouve notamment : *Trachelomonas volvocina*, *Lepocinclis texta*, *Eudorina elegans* (60 μ), *Pandorina morum* (40 μ), *Glosterium moniliferum* (200 μ), *Pediastrum duplex* (100 μ), *Scenedesmus quadricauda*, diverses *Diatomées*. Des Flagellés très délicats n'existent qu'en deux régions : 1° aux abords de la ceinture de Potamogeton, on trouve un *Ghlamydomonas* d'ailleurs assez peu abondant ; 2° vers l'abreuvoir, des *Euglènes* (probablement *E. gracilis*) et un *Cryptomonas* en assez grande abondance.

Bactéries. — Deux séries de prélèvements effectués à des époques et en des points différents ont fourni des données assez détaillées sur la flore de Champignons et de Bactéries de cette station.

1^{re} série : 5 octobre 1936.

Prises faites près du bord en des points de la région servant d'abreuvoir. Bactéries assez nombreuses, les non-protéolytiques dominant nettement.

2° série : 30 octobre 1936.

a) Sous les saules, au-dessus de brindilles immergées. Bactéries

assez nombreuses, dans la proportion d'une protéolytique pour six non-protéolytiques.

b) Ceinture de Potamogeton. Bactéries assez nombreuses, les protéolytiques à peu près aussi nombreuses que les non-protéolytiques.

c) Vase noire provenant des débris de *Lemna minor*. La microflore est très différente de ce qu'on observe dans les zones précédentes. Bactéries assez peu nombreuses, comprenant essentiellement des formes caractéristiques des sols riches en humus.

Les remarques d'ordre général qu'on peut faire à ce sujet sont les suivantes :

1° Les Bactéries sont plus nombreuses qu'au Trou aux Loups, mais beaucoup moins qu'à la Mare de l'Eglise.

2° Nulle part les Bactéries protéolytiques ne prédominent.

Cladocères. — La rareté simultanée des détritus organiques et des Flagellés délicats explique la rareté des Cladocères dans la région pélagique. On trouve uniquement des exemplaires peu nombreux de *Daphnia longispina litoralis* de petite taille, sans œufs, le tube digestif vide ou contenant seulement quelques monocellulaires morphologiquement intacts (*Trachelomonas*, *Lepocinclis*, *Scenedesmus*, *Eudorina*). Autour de ces formes, on voit encore dans l'intestin quelques minuscules flocons de détritus.

Remarquons que parmi les Algues ingérées par ces *Daphnies*, on ne trouve pas *Closterium moniliferum*, qui est cependant la forme la plus fréquente ou plus exactement la moins rare du phytoplankton en pleine eau. Ce fait est certainement attribuable à la grande taille de ce *Closterium* (jusqu'à 200 μ). Toutefois, je noterai ici que j'ai observé dans une autre station de Greffiers, la Mare Carrée, l'absorption d'un *Closterium* de 100 μ environ par *Daphnia pulex*. A une certaine époque, l'espace prébuccal de tous les exemplaires de ces *Daphnies* était bourré de *Closterium*, alignés suivant l'axe longitudinal et qu'on pouvait voir pénétrer dans le tube digestif. Des observations trop peu nombreuses ne me permettent pas de trancher en toute certitude la question de l'utilisation de ces Algues. Dans l'intestin, on apercevait une partie des *Closterium* apparemment intacts, tandis que les autres étaient à demi-écrasés. De toute façon, même écrasés, ces organismes ne semblaient pas être une nourriture excellente; en effet, à un moment donné (mars 1937), alors qu'ils constituaient pratiquement à eux seuls tout le contenu

TABLEAU VIII. — *Phytoplancton et reproduction parthénogénétique de*
et à Neuvy-Saint-Sépulchre

Stations	Dates	Phytoplancton
Mare Ronde.	19 août 1936	<i>Chlamydomonas</i> très abondants (2 espèces). <i>Euglena viridis</i> , <i>Euglena tripteris</i> , <i>Trachelomonas volvocina</i> , <i>Phacus longicauda</i> .
»	18 sept. 1936	Comme ci-dessus.
»	22 juillet 1937	<i>Phacus</i> (<i>longicauda</i> , <i>curvicauda</i> , <i>platatea</i> et <i>pyrum</i>), <i>Euglena</i> (<i>viridis</i> , <i>tripteris</i> , <i>spirogyra</i> et une autre très petite non déterminée), <i>Cryptomonas</i> sp., <i>Trachelomonas</i> (4 espèces dont <i>volvocina</i>).
»	15 sept. 1937	<i>Trachelomonas</i> en abondance (4 espèces), <i>Phacus</i> en régression, <i>Euglena</i> extrêmement rares.
Mare de l'Eglise.	8 sept. 1936	<i>Lepocinclis texta</i> en abondance, <i>Eudorina elegans</i> assez rare.
»	16 sept. 1936	Comme ci-dessus.
»	29 sept. 1936	Comme ci-dessus.
»	3 nov. 1936	<i>Euglena</i> assez abondantes (2 espèces très petites), <i>Lepocinclis texta</i> très abondant.
»	15 sept. 1937	<i>Chlamydomonas</i> assez abondant (1 espèce), <i>Lepocinclis texta</i> , <i>Chlorella</i> .
Mare des Violettes.	4 août 1936	<i>Trachelomonas</i> sp. (1 espèce très petite), quelques <i>Volvocales</i> de grande taille, très rares <i>Euglènes</i> .
Mare du Domaine à la Gourdonnerie.	13 août 1936	<i>Trachelomonas volvocina</i> , <i>Lepocinclis texta</i> , <i>Phacus lemermannii</i> , <i>Euglena</i> sp. peu abondante.
Fosse Augay à la Gourdonnerie.	13 août 1936	Très rares <i>Chlamydomonas</i> et <i>Euglena</i> ; phytoplancton particulièrement pauvre.
Mare des Entes.	13 août 1936	<i>Euglena</i> très abondantes (2 espèces très petites), <i>Trachelomonas</i> en abondance (5 espèces), <i>Phacus longicauda</i> , <i>Phacus orbicularis</i> .

Cladocères dans quelques stations à Greffiers près de Rambouillet
en 1936 et 1937.

Cladocères		
Espèces	Nombre moyen d'œufs parthénogénétiques par ponte	Contenu intestinal
<i>Moina brachiata</i>	12-15	Flagellés fragiles écrasés + <i>Trachelomonas</i> et <i>Phacus</i> .
<i>Moina brachiata</i> <i>Daphnia pulex</i>	18-22 14-20	{ Comme ci-dessus.
<i>Moina brachiata</i>	24-30	
		Débris d' <i>Euglènes</i> + <i>Trachelomonas</i> et <i>Phacus</i> .
<i>Moina brachiata</i> <i>Daphnia pulex</i>	7-9 1-3	{ Détritus jaune brunâtre + quelques débris d' <i>Euglènes</i> et <i>Trachelomonas</i> .
<i>Daphnia pulex</i>	1-2	
		<i>Lepocinclis texta</i> + petites masses de détritus bruns.
<i>Daphnia pulex</i> <i>Moina brachiata</i>	0-1 5-6	{ Comme ci-dessus.
<i>Daphnia pulex</i>	0-1	
<i>Daphnia pulex</i>	6-9	Flagellés fragiles écrasés + <i>Lepocinclis texta</i> .
<i>Daphnia pulex</i>	6-10	<i>Chlamydomonas</i> écrasés + <i>Lepocinclis texta</i> + quelques <i>Chlorelles</i> .
<i>Mocephalus vetulus</i> <i>Daphnia pulex</i> <i>Triodaphnia reticulata</i>	12-20 3-4 2-3	{ <i>Trachelomonas</i> + très peu de détritus bruns.
<i>Daphnia pulex</i>	2-4	
		<i>Trachelomonas</i> + <i>Lepocinclis</i> + rares débris d' <i>Euglènes</i> au milieu d'une masse grisâtre.
<i>Mocephalus vetulus</i> <i>Daphnia pulex</i> <i>Hydorus sphaericus</i>	1-4 0-2 0-1	{ Détritus bruns.
<i>Daphnia pulex</i> <i>Moina brachiata</i>	8-12 10-25	
		Flagellés fragiles écrasés + <i>Trachelomonas</i> .

intestinal des *Daphnies*, ces dernières présentaient un aspect très peu florissant et l'on constatait une réduction extrême de la reproduction parthénogénétique. En revanche, lorsque *Chlamydomonas* et *Euglènes* se développaient en grande quantité dans la station (en octobre 1936 par exemple) le nombre moyen d'œufs par ponte s'élevait très rapidement.

Pour revenir aux observations effectuées à la Mare La Cave, on récolte en abondance, au contact de la ceinture végétale, *Chydorus sphaericus* très florissant, l'intestin bourré de *Chlamydomonas* écrasés. Quant aux Algues de grande taille, précédemment trouvées en eau libre, et qui abondent encore dans cette zone, elles ne jouent évidemment qu'un rôle indirect dans la nutrition du *Chydorus*, en contribuant à enrichir le tripton organique, nettement plus abondant ici qu'en eau libre.

Dans le grand herbier littoral envahi par *Lemna minor*, on retrouve encore, mais bien moins abondant et moins florissant, *Chydorus sphaericus*; l'intestin de ce Cladocère est ici plein de débris brunâtres provenant de la vase végétale. Dans la même zone, mais en des points où cette vase est à un degré plus avancé de décomposition, *Chydorus sphaericus* est remplacé par *Ceriodaphnia rotunda*, dont l'intestin est garni de façon discontinue par de petits flocons de détritus noirâtres et qui a extrêmement peu d'œufs.

Le seul autre Cladocère existant à ce moment dans la mare est *Scapholeberis mucronata*. On le trouve en deux points de la rive sud-ouest, sous les saules et à l'abreuvoir. Dans la première de ces zones où, comme on l'a vu, il n'y a pas de Flagellés délicats susceptibles d'être absorbés, *Scapholeberis* n'existe qu'en petite quantité, peu florissant, avec seulement de rares œufs parthénogénétiques (1 à 2 par ponte); le contenu intestinal est formé de masses discontinues de détritus bruns d'origine végétale.

Vers l'abreuvoir, en revanche, le même Cladocère existe en abondance et surtout il présente un aspect incomparablement plus florissant; la chambre incubatrice de tous les individus récoltés est bourrée d'œufs; l'intestin est rempli de Flagellés écrasés (il s'agit ici d'*Euglena gracilis* et d'un *Cryptomonas* non déterminé).

Ainsi nous retrouvons encore, chez des espèces différentes, deux faits déjà observés :

a) La prédominance de Flagellés délicats dans le seston ingéré

va de pair avec un aspect florissant et une abondante reproduction chez *Scapholeberis* et chez *Chydorus*.

b) Alors qu'il existe à peu de distance une nourriture qui leur serait très favorable, des Cladocères peuvent séjourner dans des zones où ils ne trouvent qu'une nourriture très insuffisante, constituée par des détritits très peu abondants et de médiocre valeur (cas de *Chydorus* dans l'herbier à *Lemna* et de *Scapholeberis* sous les saules). Ce séjour d'ailleurs n'est pas temporaire ou accidentel; en effet, si l'on considère en premier lieu *Scapholeberis mucronata*, la différence d'aspect des individus trouvés dans la zone à détritits et dans la zone à Flagellés est si grande et si constante qu'il est impossible de supposer des échanges fréquents entre les deux groupes. Il y a là deux populations distinctes, évoluant indépendamment, l'une en voie de développement rapide, grâce à la présence des *Euglènes*, l'autre en état de régression manifeste, par défaut de nourriture. On peut dire la même chose à propos de *Chydorus sphaericus*, florissant dans les Potamogetons en présence d'une très bonne nourriture de *Chlamydomonas* et végétant dans l'herbier à *Lemna minor*, sans qu'il y ait échange entre les deux groupes. Dans les deux cas, chaque population partielle est maintenue dans une zone étroite par l'influence prédominante de divers facteurs dont certains sont bien connus (température, éclaircissement), dont d'autres sont, pour l'instant, moins faciles à discerner, mais qui, de toute façon, sont manifestement indépendants des besoins nutritifs des animaux considérés.

V. — *La Mare des Violettes à Neuvy.*

(Voir Planche III).

Cette petite mare située dans une prairie offre un exemple de station utilisée comme abreuvoir de façon intermittente et à demi envahie par la végétation (Renoncule aquatique, Joncs, Lentilles d'eau). La pollution n'est jamais très forte, les débris végétaux prédominent constamment dans le seston.

Nature du fond. — Le fond est recouvert d'une vase végétale très épaisse. A l'entrée de la mare, les substances excrémentielles s'accumulent à certains moments.

Nature et abondance du tripton. — La quantité et la nature

des détritits en suspension varient beaucoup, l'eau étant soit chargée de substances organiques et d'argile, soit très limpide, suivant que le bétail fréquente ou non la prairie.

Phytoplancton. — La composition de celui-ci présente également des variations brusques et considérables. Je me bornerai ici à des observations recueillies en août-septembre 1936. Le bétail ne vient plus au pacage depuis le début de juin. Le phytoplancton est extrêmement pauvre. Les formes qui prédominent sont un *Trachelomonas* de 25 à 30 μ (espèce non déterminée) et de très grandes *Volvocales* (600 μ).

Nutrition des Cladocères. — *Simocephalus vetulus* est extrêmement abondant et se reproduit activement (12 à 20 œufs parthénogénétiques par ponte). Or, le tube digestif de ce Cladocère contient uniquement des *Trachelomonas* en apparence intacts. L'état florissant de *Simocephalus* conduit donc à admettre ici une digestion très effective de ce Flagellé à travers sa coque.

Daphnia pulex existe également dans cette mare ainsi que *Ceriodaphnia reticulata* et *Chydorus sphaericus*, mais ces espèces sont assez peu abondantes au moment des observations envisagées. *Chydorus sphaericus* est particulièrement peu florissant; il se nourrit ici uniquement de détritits d'origine végétale. Quant à *Daphnia pulex*, elle présente une reproduction parthénogénétique très réduite; comme *Simocephalus vetulus*, elle absorbe uniquement, à ce moment, des *Trachelomonas*, mais elle les utilise manifestement beaucoup moins bien.

VI. — Mare du Domaine de la Gourdonnerie à Neuvy.

C'est un minuscule abreuvoir (surface 15 mètres carrés environ, profondeur 2 mètres) situé dans une cour de ferme et recevant des égouts d'écurie.

La nature du fond et celle du tripton sont tout à fait comparables à ce qu'on observe pour la Mare de l'Eglise à Greffiers.

Bactéries. — Les Bactéries existent en nombre énorme, les protéolytiques étant très nettement prédominantes.

Phytoplancton. — Il est extrêmement riche en espèces et en individus, mais il s'agit presque uniquement de formes médiocrement utilisables pour les *Daphnies*. En août 1936, on trouve : *Trache-*

lomonas volvocina, *Lepocinclis texta*, *Phacus lemmermanii*, une *Euglène* peu abondante.

Nutrition des Cladocères. — Le seul Cladocère récolté est *Daphnia pulex*, représenté d'ailleurs par des myriades de ♀ parthénogénétiques. Dans les poches incubatrices on n'observe que 2 à 4 œufs. L'intestin est rempli d'une masse grisâtre composée de détritits organiques et de Bactéries. Dans cette masse on aperçoit des *Trachelomonas* et des *Lepocinclis* en apparence intacts, ainsi que de rares débris d'*Euglènes*. Des observations recueillies au cours des années précédentes dans la même mare m'ont montré les *Daphnies* dans un état beaucoup plus florissant lorsque les *Euglènes* existaient en très grande abondance. Ici encore les détritits, même très riches en Bactéries, sont incontestablement une nourriture moins bonne que les Flagellés à membrane délicate.

VII. — La fosse Augay à Neuvy.

(Mare de jardin, à la Gourdonnerie).

Encaissée entre de petits murs et des buissons qui l'ombragent, entourée de grillage et partiellement envahie par *Lemna minor*, cette petite mare est d'un type bien différent de la précédente.

On y trouve toute l'année *Simocephalus vetulus* et *Daphnia pulex*, cette dernière espèce étant d'ailleurs installée depuis peu; de façon intermittente apparaissent en outre *Ceriodaphnia reticulata*, *Ceriodaphnia rotunda* et *Chydorus sphaericus*.

Le fond est couvert de quelques centimètres d'une vase constituée surtout par des débris végétaux (feuilles mortes d'ormeau, débris de *Lemna*). L'eau est généralement limpide malgré l'existence d'infiltrations provenant d'un fumier. Le tripton, très peu abondant, est constitué en grande partie par de fins détritits d'origine excrémentielle. Il n'y a presque pas d'argile en suspension.

Phytoplankton. — Au mois d'août 1936, le phytoplancton est particulièrement pauvre. On ne trouve que de très rares exemplaires d'un *Chlamydomonas* et d'une petite *Euglène*. Par contre les *Diatomées* sont assez abondantes.

Nutrition des Cladocères. — Trois Cladocères seulement sont abondants à ce moment : *Simocephalus vetulus*, *Chydorus sphaericus* et *Daphnia pulex*. Chez tous, l'intestin est rempli d'une masse

brune de détritits dans laquelle on aperçoit seulement de rares débris de *Chlamydomonas*. L'aspect de tous les individus récoltés atteste des conditions de nutrition très défavorables; la reproduction parthénogénétique est très réduite.

Sur le fond, on trouve en très petite quantité *Ceriodaphnia rotunda* (non signalée sur le tableau VIII). Cette espèce est également peu florissante; l'intestin est garni d'une vase noirâtre d'origine végétale; on observe en moyenne deux à quatre œufs dans les chambres incubatrices.

VIII. — La Mare des Entes à Neuvy.

Cette station où je poursuis des observations depuis 1929, est un abreuvoir à bovidés et à canards, extrêmement pollué, se rapprochant à beaucoup de points de vue de la Mare Ronde de Greffiers. Située au bord d'un chemin, elle a une surface d'une cinquantaine de mètres carrés et une profondeur maxima de 2 mètres. Il n'y existe aucune végétation aquatique supérieure.

Nature du fond et du tripton. — Comme à la Mare Ronde, le fond est constitué par un mélange d'argile et d'une vase organique d'origine excrémentielle. L'eau est extrêmement riche en seston, laiteuse ou verdâtre selon les époques. Elle contient toujours une grande quantité d'argile en suspension colloïdale ($\text{pH} = 7,3 \text{ à } 8,5$).

Bactéries. — Les Bactéries sont extrêmement abondantes; les protéolytiques dominent.

Phytoplancton. — Il est particulièrement riche en espèces et en individus. En août 1936, par exemple, *Trachelomonas*, *Phacus*, *Euglena* pullulent. Très fréquemment aussi, on observe en abondance différents *Chlamydomonas*, qui disparaissent brusquement, puis ne réapparaissent souvent qu'après plusieurs années.

Nutrition des Cladocères. — Deux Cladocères seulement habitent cette station, les mêmes qu'à la Mare Ronde de Greffiers: *Daphnia pulex* qui abonde toute l'année et *Moina brachiata* qui pullule pendant les mois d'été.

Ces deux Cladocères sont particulièrement florissants durant les périodes où le phytoplancton est riche en *Euglena* et *Chlamydomonas*. En août 1936, l'intestin des deux espèces contient beaucoup de *Trachelomonas* enrobés dans une masse vert-foncé

passant au vert-jaunâtre dans la partie postérieure ; cette masse est constituée par des débris d'Algues monocellulaires et notamment des débris d'*Euglènes*. On trouve en effet deux espèces d'*Euglena* dans le plancton, mais pas de *Chlamydomonas*. Consécutivement à cette nourriture, la reproduction parthénogénétique est très active chez les deux Cladocères, surtout chez *Moina brachiata*, et tous les individus récoltés ont un aspect très florissant.

IX. — *Autres stations.*

J'ai recueilli des observations analogues dans beaucoup d'autres stations où existent, outre les deux espèces précédentes, *Daphnia magna*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Ceriodaphnia megops*, *Moina rectirostris*, *Simocephalus vetulus*. J'ai constamment trouvé ces Cladocères en meilleur état lorsque leur nourriture contenait une forte proportion de Flagellés délicats. Les périodes parfois très longues pendant lesquelles la nourriture était uniquement composée de détritus organiques, quelle que soit l'origine de ceux-ci, coïncidaient toujours avec une diminution nette de la vitalité des populations de Cladocères.

On peut s'arrêter plus spécialement sur les observations concernant *Simocephalus vetulus*. Dans la Sablière de Greffiers, en septembre 1936, cette espèce absorbe uniquement un *Peridinien*, *Glenodinium cinctum*. Cependant son état est florissant et sa reproduction abondante (8 à 11 œufs par ponte en moyenne). Le *Peridinien* est donc digéré partiellement, malgré sa cuticule résistante. D'autre part on notera que cet organisme est recouvert d'une mince couche mucilagineuse et que ses flagelles disparaissent comme celui de *Lepocinclis*, pendant la traversée de l'intestin. Dans les stations où abondent *Euglena* et *Chlamydomonas*, des formes comme *Trachelomonas* ou *Glenodinium* ne fournissent sans doute qu'un appoint nutritif très secondaire au Cladocère qui nous occupe. Mais il n'en est plus de même dans celles où il n'y a pas d'autres formes utilisables. Or ce dernier cas est assez fréquent dans les petites stations où habite *Simocephalus vetulus* et, apparemment, cette dernière espèce est plus apte que *Daphnia pulex* ou *Moina brachiata* à utiliser des organismes ainsi enfermés dans des coques ou des carapaces résistantes.

C. — Conclusion.

Les indications qui se dégagent de tout ce qui précède peuvent se résumer comme suit :

1° On sait que les Cladocères retiennent et absorbent surtout le seston du « grain » le plus fin, y compris les particules en suspension colloïdale. Mais, quoique l'on n'ait encore sur ce point que des données trop peu nombreuses, il paraît certain qu'il existe d'une espèce à l'autre des différences importantes relativement à la capacité de filtrer plus ou moins finement le seston. C'est ainsi que les formes littorales ne pourraient, en général, retenir qu'un seston assez grossier ; l'intérêt écologique de cette remarque est manifeste : en effet, les diverses sortes de détritus rencontrées dans les mares ont une « grosseur de grain » très différentes, et il est d'ailleurs vraisemblable que *la forme et la structure des particules interviennent également* pour rendre la filtration du tripton plus ou moins aisée aux divers Cladocères.

2° De notables différences existent également d'une espèce à l'autre quant à la vitesse de renouvellement du contenu intestinal. Cette vitesse n'augmentant pas proportionnellement à la teneur du milieu en particules, on a admis que, chez les formes à renouvellement lent, l'appareil filtrant peut s'engorger dans des eaux trop riches en seston. Des phénomènes de ce genre se produisent en effet dans des stations très eutrophes, telles que les petits abreuvoirs à canards. Mais, à mon avis, ils ne prennent de l'importance que lorsque la surface des parties filtrantes est salie ou lorsque la fixation massive d'ectoparasites ou de commensaux perturbe la marche du courant nutritif.

3° Le problème de la valeur nutritive des différentes parties du seston ingéré se pose ensuite. Des observations prolongées, portant d'une part sur les variations de la composition du seston et d'autre part sur l'état des Cladocères, fournissent des données précises sur l'utilisation des diverses catégories de détritus, des Algues et des Bactéries ingérées.

Dans les petites flaques peu polluées, où dominent les débris végétaux, on constate souvent l'absence presque complète du phytoplancton pendant de longues périodes. Les Cladocères absorbent alors surtout des détritus d'origine végétale. Si cette nourriture

paraît bien convenir à des formes vivant continuellement sur la vase, comme *Leydigia* ou *Macrothrix*, elle est certainement médiocre, et cela je l'ai constaté avec des débris végétaux d'origines fort diverses, pour beaucoup d'autres Cladocères très caractéristiques des petites flaques (*Moina*, *Daphnia*, *Ceriodaphnia*, *Scapholeberis*, *Chydorus*). Elle permet cependant le maintien de populations parfois très denses ; mais la reproduction ne devient en général très abondante que lors des apparitions intermittentes d'Algues du nannoplancton directement utilisables.

Des constatations assez analogues peuvent être faites en ce qui concerne des stations fortement eutrophes, comme les abreuvoirs de village, dans lesquels la nature des constituants prédominants du tripton est cependant très différente. Le phytoplancton est toujours très abondant dans ces stations ; mais il peut, à certains moments, n'être composé que d'éléments peu ou pas utilisables. *Daphnia* et *Moina* se nourrissent alors du tripton et des Bactéries et elles présentent généralement un aspect peu florissant ainsi qu'une reproduction très peu abondante. En revanche, l'état de la population de Cladocères s'améliore, ici encore, de façon évidente, dès qu'apparaissent dans le phytoplancton des Flagellés délicats directement utilisables.

En résumé, il est certain que tous les Cladocères récoltés couramment dans les petites flaques sont capables d'utiliser en quelque mesure les différents types de détritus organiques existant dans ces stations. Cependant, si pour certaines formes vivant continuellement au contact de la vase cette nutrition par les détritus paraît réellement prédominante et peut aller de pair avec un aspect florissant, il n'en est pas moins vrai que pour beaucoup d'autres, parmi les plus caractéristiques de ce genre de stations, les Flagellés du nannoplancton demeurent la meilleure nourriture ; les détritus des différents types ne constituent qu'une nourriture d'entretien.

Il apparaît ainsi que même dans le domaine particulier des petites flaques l'influence des matières organiques sur la répartition de nombreuses espèces de Cladocères est surtout indirecte.

L'utilisation des différentes Algues du nannoplancton dépend en premier lieu, on l'a vu, de la résistance de leur membrane, résistance qui varie non seulement avec les espèces mais aussi avec l'âge et l'intensité du métabolisme. Les formes à membrane délicate,

facilement écrasées, *Chlamydomonas*, *Cryptomonas*, *Mallomonas*, petites *Euglènes* constituent généralement une nourriture de choix. Cependant on a vu qu'un *Closterium*, même écrasé dans l'intestin de *Daphnia pulex*, ne semble pas fournir à ce Cladocère une nourriture très satisfaisante.

Particulièrement intéressant est le problème de l'utilisation des formes plus résistantes dont la coque ou la carapace reste en apparence intacte : *Trachelomonas*, *Lepocinclis*, *Glenodinium*, etc. Dans tous les cas, ces Flagellés sont partiellement digérés, mais le degré de digestion de leur cytoplasme varie beaucoup d'une espèce de Cladocère à l'autre. C'est ainsi que *Simocephalus vetulus* m'a paru utiliser beaucoup mieux les Flagellés à coque ou à cuticule résistante que *Daphnia pulex* ou *Moina brachiata*. Des différences de ce genre peuvent avoir des conséquences importantes au point de vue écologique.

Quant aux Bactéries, elles ne m'ont pas paru, en général, jouer un rôle décisif en tant que source d'éléments nutritifs, même dans les abreuvoirs très pollués. Protéolytiques ou non-protéolytiques, même lorsqu'elles étaient extrêmement abondantes, comme à la Mare de l'Eglise, à la Mare du Domaine de la Gourdonnerie ou à celle des Entes, elles ne fournissaient jamais pour les Cladocères les plus caractéristiques des petites mares une nourriture comparable à celle que constituent les Algues délicates du nanoplankton. Evidemment, je ne voudrais pas généraliser trop hâtivement à partir de données relativement limitées. Mais j'estime, dans l'état actuel de mes observations que, dans l'ensemble, le rôle le plus important des Bactéries par rapport à l'écologie des Cladocères n'est pas leur rôle nutritif. Les manifestations principales de leur influence sont à rechercher du côté des phénomènes de parasitisme et du côté des transformations qu'elles font subir au milieu, telles que production éventuelle de substances toxiques, consommation souvent énorme d'oxygène. Il est évident que l'étude plus systématique et approfondie de la flore bactérienne des stations à Cladocères nous fournira des indications très utiles pour résoudre de nombreux problèmes posés par l'écologie de ces Entomostracés.

CHAPITRE V

INFLUENCE DE LA TENEUR DU MILIEU EN OXYGÈNE DISSOUS

Le rôle écologique de la teneur de l'eau en oxygène dissous a fait l'objet d'un nombre considérable de recherches, observations ou expériences. Il ne saurait être question ici de donner un aperçu même très sommaire de l'ensemble de ces travaux ; il me suffira de rappeler les noms de FOREL, HOPPE-SEYLER, DELEBECQUE, WINKLER, WESENBERG-LUND, BIRGE et JUDAY, THIENEMANN, MINDER et MAUCHA, en renvoyant à l'excellente revue historique fournie par HUBAULT dans son ouvrage déjà cité (1927) et à l'ouvrage plus récent de GROTE (1934).

On connaît les relations étroites existant entre l'abondance des substances organiques fermentescibles et les variations de la teneur en oxygène dans les milieux aquatiques. L'activité des Bactéries peut entraîner dans certains cas une raréfaction extrême de l'oxygène dissous ; ce fait est même souvent considéré comme la manifestation essentielle de la pollution des eaux.

Dans les mares fortement eutrophes, on constate généralement, en été, des variations diurnes extrêmement amples de la teneur en oxygène : sursaturation très marquée durant l'après-midi, abaissement considérable de l'oxygénation durant la nuit, avec minimum un peu avant le lever du soleil.

Dans les stations où prédominent les débris végétaux, la teneur en oxygène peut être de façon permanente très faible, ou nulle dans certains cas, au contact immédiat de la vase ; cela se produit notamment dans les milieux qualifiés de sapropéliques, où H^2S abonde, en l'absence rigoureuse d'oxygène libre.

J'ai recueilli à ce sujet une série d'observations dans la nature et entrepris d'autre part, au laboratoire, une étude expérimentale de la résistance à l'asphyxie d'un certain nombre de Cladocères. De l'ensemble des données ainsi rassemblées, j'essaierai de tirer quel-

ques conclusions concernant l'influence que peut exercer ce facteur dans les très petites stations et dans les zones littorales des étangs ou des lacs plus vastes.

A. — Observations dans la nature.

Beaucoup de dosages d'oxygène ont été effectués dans les lacs ou les rivières, mais les études du même genre relatives aux très petites pièces d'eau stagnante sont infiniment moins nombreuses. Il en faut sans doute chercher la raison, non seulement dans l'attraction particulière exercée sur les limnologues par les grandes pièces d'eau, comme le dit WAGLER, mais aussi dans la difficulté plus grande des opérations à effectuer si l'on veut obtenir des résultats corrects. L'abondance fréquente de nitrites et de matières organiques réductrices est en effet, dans les petites mares, une cause d'erreur très importante, à laquelle on se heurta, pendant longtemps, faute de méthodes correctives appropriées. Aussi les mesures anciennes ne peuvent-elles être considérées en général comme une source de données utilisables.

Je rappellerai cependant les observations de KNAUTHE (1898 et 1899) relatives à des mares et à de petits étangs très pollués par des excréments d'animaux domestiques. Cet auteur voit déjà nettement les relations existant entre le développement de la microflore et les variations de la teneur en oxygène et en gaz carbonique. Puis notant la disparition brusque, en été, de tout le zooplancton d'une mare, composé de *Daphnies*, de *Cyclops* et d'*Ostracodes*, il attribue ce phénomène à l'accumulation du gaz carbonique ou à la diminution de la teneur en oxygène. En l'absence de données précises concernant les exigences des organismes envisagés vis-à-vis de la teneur en oxygène et en CO_2 , il n'y avait évidemment là qu'une hypothèse, inspirée par le caractère brusque et global de l'hécatombe. Mais la remarque n'en était pas moins fort intéressante au point de vue des conditions de vie du zooplancton dans les mares de villages. J'ai repris sur ce point des observations prolongées en utilisant des procédés de dosages considérés comme donnant une bonne approximation, même en présence d'eau très souillée par les matières organiques.

Principe du dosage. — Le procédé utilisé est celui de WINKLER, basé comme l'on sait sur la fixation de l'oxygène dissous par un précipité d'hydrate de sesquioxyde de manganèse. La redissolution ultérieure de ce précipité, en milieu acide et en présence d'un iodure, libère une quantité d'iode proportionnelle à la teneur primitive en oxygène dissous. Il ne reste plus qu'à doser l'iode libre par l'hyposulfite de sodium. Dans sa forme classique, le mode opératoire est trop connu des limnologues pour qu'il soit utile de le rappeler en détail. J'ai d'ailleurs presque constamment utilisé ce procédé avec certaines modifications ou mesures correctives et c'est sur ce point surtout que je m'arrêterai quelque peu.

Les causes d'erreurs susceptibles d'intervenir dans ce dosage ont été longuement discutées. MAUCHA (1932) a fourni une excellente mise au point de la question.

L'une des principales difficultés réside, comme je l'ai rappelé ci-dessus, dans la présence de quantités importantes de sels ferreux, de nitrites ou de substances organiques réductrices, dans l'eau à analyser. Cette cause d'erreur peut être négligée le plus souvent dans la région pélagique des lacs et même, pratiquement, dans beaucoup de mares à eau propre et claire. Mais il n'en est plus ainsi avec les échantillons d'eau provenant de flaques polluées. Par un processus maintenant connu, il peut se produire une libération d'iode égale à 60 fois la quantité correspondante de nitrites. De plus, cette libération est progressive, de sorte que l'on ne peut pas apprécier nettement la fin de la réaction au moment du dosage.

Pour obvier à cet inconvénient on a préconisé diverses modifications du procédé original. Au cours des présentes recherches j'en ai utilisé principalement deux sur l'emploi desquelles je donnerai rapidement ici un certain nombre d'indications.

Procédé correctif d'ALSTERBERG.

Le premier procédé est dû à ALSTERBERG (1). Il consiste à oxyder, avant toute autre opération, les nitrites et les matières organiques par le brome (0 cm³ 5 d'une solution de brome dans un échantillon d'eau de 125 cm³). On bouche, on agite et on laisse en contact pendant au moins 24 heures. On élimine alors l'excès de brome par 0 cm³ 5 d'acide salicylique (formation d'acide salicylique tribromé). Il faut agiter très vigoureusement pour être sûr qu'il ne reste plus de brome libre. On attend 15 minutes après l'agitation, puis on ajoute les réactifs classiques de WINKLER (MnCl₂ et I₂ + KOH); après 15 minutes, on acidifie : en présence de sels de fer, il est préférable d'utiliser pour cette dernière opération l'acide phosphorique en solution concentrée à 85 o/o (quantité : 1 centimètre cube d'acide pour un échantillon d'eau de 125 centimètres cubes) au lieu de l'acide chlorhydrique utilisé habituellement.

Dans le calcul final, on doit tenir compte, bien entendu, du volume des réactifs ajoutés (3 centimètres cubes).

(1) Indications empruntées à MAUCHA (1932).

Procédé correctif de WINKLER.

Le second procédé correctif que j'ai eu l'occasion d'utiliser est dû à WINKLER et a été décrit de nouveau par MAUCHA (1932). J'emprunte à ce dernier auteur l'essentiel des indications suivantes concernant le mode opératoire (1).

Les échantillons sont prélevés dans des flacons de 100 centimètres cubes; on introduit avec une pipette effilée 3 cm³ 5 d'une solution de MnCl² (préparée en dissolvant 80 grammes de MnCl² dans 100 grammes d'eau distillée à l'ébullition) et 0 cm³ 5 de NaOH. On bouche et on agite vigoureusement pour obtenir un précipité homogène, finement divisé, puis on laisse déposer. L'échantillon ainsi bouché peut être ensuite abandonné jusqu'au moment choisi pour procéder au dosage.

On ajoute alors 2 à 3 gouttes d'une solution de phénolphthaléine préparée en dissolvant 1 gramme de phénolphthaléine cristallisée dans 50 centimètres cubes d'alcool, puis en complétant à 100 centimètres cubes avec de la glycérine. Cela fait, on envoie à l'aide d'un tube très effilé un courant de gaz carbonique dans le précipité jusqu'à ce qu'il soit transformé en carbonates, la fin de cette transformation étant indiquée par le virage de la phénolphthaléine. Comme les carbonates formés sont indifférents vis-à-vis de l'oxygène libre, on peut séparer par filtration le précipité du liquide contenant les substances réductrices gênantes. MAUCHA conseille d'utiliser comme filtre un petit tampon de coton; après la filtration, on lave avec une solution de CO²KH à 2 o/o, on verse ensuite d'un seul coup sur le tampon une solution préparée comme suit : 10 cm³ d'eau + 0 gr. 5 de IK + 2 cm³ 5 de SO⁴H² à 50 o/o, puis l'on recouvre immédiatement d'un disque de verre l'entonnoir contenant le filtre. Au bout de quelques minutes, on lave plusieurs fois à l'eau distillée jusqu'à décoloration complète du tampon. Il ne reste plus qu'à titrer l'iode libéré dans le liquide recueilli.

MAUCHA considère ce procédé comme préférable à celui d'ALSTERBERG précédemment exposé et je dois dire que je me suis finalement rangé à cette opinion après avoir successivement utilisé les deux modes opératoires.

D'autres perfectionnements techniques ont été proposés dans le but d'augmenter la précision du dosage, notamment quand la teneur en oxygène est très faible. Le mode opératoire suivant, mis au point par NICLOUX (1930), me semble particulièrement digne d'être signalé. Je l'ai utilisé très souvent.

Au lieu d'un flacon, on utilise, pour le dosage, un tube en Y dans lequel se trouve une bille de verre. Le tube est jaugé déduction faite du volume de la bille : les réactifs de WINKLER sont introduits séparément au fond de chaque branche à l'aide de pipettes effilées. On bouche alors rapidement et l'on agite très régulièrement pendant plusieurs minutes. Les deux réactifs viennent ainsi en contact et le précipité apparaît. La bille de verre assure la pulvérisation très fine de ce dernier.

Grâce à ce dispositif on diminue beaucoup : 1° les erreurs par excès, en n'effectuant le mélange des réactifs qu'après la fermeture du tube; 2° les erreurs par défaut liées à une absorption incomplète de l'oxygène lorsque le précipité se

(1) Un certain nombre de ces indications m'ont d'ailleurs été directement fournies par M. le Docteur MAUCHA au cours de notre correspondance. Je tiens à lui renouveler ici mes plus vifs remerciements.

forme trop rapidement, en masses irrégulières et volumineuses, comme cela se produit parfois avec le mode opératoire classique.

Les réactifs conseillés par NICLOUX sont l'iodure de potassium en solution potassique (comme dans le procédé classique), le sulfate de manganèse (au lieu du chlorure) et l'acide phosphorique pur. Pour l'introduction de ce dernier, NICLOUX apporte encore un perfectionnement notable; il introduit l'acide sans avoir besoin de déboucher, en utilisant l'artifice suivant : le bouchon du vase en Y est traversé par un tube semi-capillaire à travers lequel l'expérience montre qu'aucun échange de gaz ne peut pratiquement se produire. Pour redissoudre le précipité, il suffit de verser dans ce tube semi-capillaire l'acide phosphorique qui, étant très dense, tombe rapidement à travers le liquide. L'opération est ainsi réalisée à l'abri de l'air. Pour les détails et la préparation des réactifs, je renvoie au texte même de l'auteur (NICLOUX, 1930).

Il est incontestable que ce procédé fournit des résultats très précis.

Dans tous les dosages, les résultats seront exprimés en centimètres cubes d'oxygène par litre, ramenés à 0° et 76 centimètres de mercure.

Résultats des dosages et observations dans la nature.

Je rapporterai ici un certain nombre des observations effectuées, choisies parmi les plus caractéristiques pour chaque type de station.

Stations polluées.

Les tableaux IX et X (pages 194 et suivante) résument des observations poursuivies pendant un peu plus d'un mois, en été, sur deux minuscules stations du type des mares chaudes et polluées de village : la Mare Verte, près de Neuvy-Saint-Sépulchre, flaque arrondie de quelques mètres de diamètre sur 30 à 40 centimètres de profondeur, et un petit fossé situé à quelques mètres de cette mare sur le même sentier. Plusieurs canards barbotent continuellement dans ces deux flaques. La seule, mais importante différence entre elles est relative au régime thermique : la Mare Verte est ensoleillée toute la journée et l'eau y atteint des températures élevées durant l'après-midi (jusqu'à 30°) tandis que dans le fossé, ombragé par un buisson à partir de 13 heures, on note 16° à 18° au maximum. Une conséquence immédiatement perceptible de ce fait est un pullulement beaucoup plus considérable des Algues monocellulaires (*Euglena* et *Chlamydomonas*) dans la Mare Verte.

Les deux stations, quoique tout à fait indépendantes, sont habitées au début du mois d'août par les mêmes Cladocères : *Daphnia pulex* et *Moina brachiata*. On observe que la seconde espèce domine

nettement dans la Mare Verte tandis que *Daphnia pulex* est la forme la plus abondante dans le fossé. Autre point à retenir : les deux Cladocères portent de très nombreux commensaux et parasites externes (*Vorticelles*, *Epistylis*, *Euglènes*, *Amœbidium*, etc.) dans la Mare Verte ; ils en portent beaucoup moins dans le fossé, seulement de petits paquets aux antennes et au postabdomen.

TABLEAU IX. — Teneur en oxygène et évolution d'une population de Cladocères. La Mare Verte, Newy-Saint-Sépulchre, 20 août-22 septembre 1931.

Dates	Teneur en oxygène cm ³ /litre		Evolution des populations de	
	Minima	Maxima	<i>Moina brachiata</i>	<i>Daphnia pulex</i>
20 août	0,20	3,2	Accroissement régulier de la densité de la population, déjà très forte au début des observations.	Absence de <i>Daphnie</i> .
22	0,18	4,6		»
24	0,75	5,9		Je récolte quelques ♀ parthénogénétiques.
26	0,80	8,1	Stabilisation.	Multiplication lente.
1 sept.	1,14	6,8		Accroissement rapide de la densité.
5	0,60	10,3	Diminution sensible de la densité.	Disparition brusque et totale.
7	0,11	7,6		»
9	»	»	Nouvelle stabilisation.	Quelques jeunes ♀.
11	»	6,4		Augmentation lente de la densité (toujours des jeunes ♀).
13	0,65	2,1		
15	0,52	4,8	Diminution progressive de la densité (ceci est dû à la diminution de la température moyenne).	Population en voie d'accroissement rapide.
17	0,82	6,6		
21	»	9,5		
22	0,58	»		

To variant entre 11° et 25° avec deux maxima le 19 août et le 6 septembre.

Les minima de la teneur en oxygène sont mesurés au lever du soleil, les maxima à 15 heures.

A partir du 19 août, j'effectue dans ces flaques deux dosages d'oxygène par jour : le premier au lever du soleil, le second vers 15 heures. Les valeurs ainsi obtenues peuvent être considérées comme voisines du minimum et du maximum diurnes ; les échantillons d'eau sont pris à 15 centimètres environ sous la surface. Lorsque je fais mon premier dosage, le 20 août au matin, je trouve 0 cm³ 2 d'oxygène par litre dans la Mare Verte et 0 cm³ 7 dans le

TABLEAU X

*Teneur en oxygène et évolution d'une population
de Cladocères.*

*Petit fossé près de la Mare Verte. Neuvy-Saint-Sépulchre,
20 août-22 septembre 1931.*

Dates	Teneur en oxygène cm ³ /litre		Evolution des populations de	
	Minima	Maxima	<i>Moina brachiata</i>	<i>Daphnia pulex</i>
20 août	0,70	4,5	Population assez abondante en voie d'accroissement rapide	Pendant toute la durée des observations la population assez abondante s'accroît lentement.
24 »	0,82	5,8		
1 sept.	0,80	3,3		
3 »	»	2,3	Diminution lente de la densité de la population	
7 »	0,95	5,1		
11 »	1,14	4,5		
13 »	0,98	1,8	Diminution rapide de la densité	
17 »	0,73	4,0		
21 »	»	4,8	Disparition totale (baisse de température)	

Remarque : Outre les deux espèces envisagées dans ce tableau, quelques ♀ de *Simocephalus vetulus* apparaissent dans la deuxième semaine de septembre et disparaissent sans postérité.

T₀ variant entre 8° et 18° avec deux maxima le 19 août et le 6 septembre.

Les minima de la teneur en oxygène sont mesurés au lever du soleil, les maxima à 15 heures.

fossé. La température moyenne est très élevée depuis plusieurs jours et le phytoplancton pullule. Dans la Mare Verte, *Daphnia pulex*, dont j'avais trouvé de nombreux exemplaires quinze jours auparavant, semble avoir complètement disparu; en revanche *Moina brachiata* est très abondante. Dans le fossé, les deux espèces existent en quantité à peu près égale.

Le 3 septembre, dans la Mare Verte, je récolte quelques *Daphnia pulex* : ce sont des ♀ jeunes, ayant des œufs d'une ponte récente dans la poche incubatrice. Leur nombre infime parmi des myriades de *Moina brachiata* explique qu'elles aient pu m'échapper les jours précédents. En passant l'épuisette en tous sens, je trouve encore quelques autres *Daphnia pulex* plus jeunes. A partir de ce jour, je récolte cette espèce de façon constante et en quantité croissante, de sorte que le 6 septembre, une population de Daphnies en plein développement, constituée par des ♀ adultes encore peu nombreuses et un grand nombre de jeunes, se mêle à la population de *Moina brachiata* à peu près stabilisée. *Daphnia* et *Moina* portent également en abondance des *Epistylis* et divers petits Flagellés fixés surtout au postabdomen et au bord ventral des valves. Or, le 7 septembre, au matin, *Daphnia pulex* a brusquement disparu. Je passe en vain l'épuisette dans cette flaque facile à explorer dans toutes ses parties. Le dosage révèle un nouveau minimum de la teneur en oxygène dissous ($0\text{ cm}^3\text{ l}^{-1}$ en pleine eau, voir tableau IX) correspondant à une période chaude; je constate également une diminution nette de la densité de la population de *Moina* et je note en même temps que les individus survivants portent, dans l'ensemble, beaucoup moins de Flagellés et de Vorticelles. Ils sont massés immédiatement sous la surface et présentent des troubles de comportement très caractéristiques d'un commencement d'asphyxie. Cela conduit à penser que la mort en masse du reste de la population de Cladocères est due à un phénomène de ce genre ⁽¹⁾.

Dans le fossé voisin, qui sert en somme de station témoin, il ne se passe rien de semblable. Après une poussée passagère, la population de *Moina* a légèrement régressé et l'équilibre s'est rétabli au

(1) Sans cette remarque, on aurait pu penser aussi à une épidémie brutale. On a souvent observé en effet, chez différents organismes aquatiques, une fréquence particulière des épidémies pendant les périodes où la teneur en oxygène tombe très bas.

profit de *Daphnia pulex*. La teneur en oxygène ne s'est pas abaissée le matin, au-dessous de $0\text{ cm}^3\text{ 7}$ par litre et l'on note que, sur les deux espèces, ectoparasites et commensaux restent relativement peu nombreux.

Après le 7 septembre, à la Mare Verte, je ne trouve plus *Daphnia pulex* pendant quelque temps. Puis, de nouveau, le 12 septembre, je vois dans l'épuisette de très rares jeunes ♀, âgées de 2 à 3 jours. Le 17 septembre, leur nombre a augmenté très sensiblement et, à partir de cette date les *Daphnies* se multiplient très rapidement dans la mare, tandis que *Moina brachiata* régresse (ce dernier fait étant simplement dû à un brusque abaissement de température). Dans le fossé voisin, la baisse de température a été plus marquée encore (plusieurs degrés de différence) et *Moina brachiata* a complètement disparu. Dans ce même fossé, on note aussi à ce moment que *Simocephalus vetulus* a fait une brève apparition, coïncidant d'une façon remarquable avec une période de net relèvement du minimum diurne de la teneur en oxygène; on trouve un petit nombre de ♀, provenant sans doute des pontes successives d'une mère initiale issue d'une éphippie. Comme les autres Cladocères de la station, ces jeunes ♀ de *Simocephalus* portent des *Epistylis*. Le 16 septembre, on ne les retrouve plus; elles ont péri avant d'arriver à l'âge adulte et leur disparition ne peut être attribuée ni au manque de nourriture ni, évidemment, à la température. Trois semaines plus tard, *Simocephalus* reparaitra d'ailleurs dans ce même fossé et s'y développera abondamment durant tout l'hiver, jusqu'à la fin du printemps suivant, en compagnie de *Daphnia pulex*.

Ces deux exemples sont très caractéristiques de la façon dont peut évoluer, en été, dans nos régions la population de Cladocères de petites mares polluées. On trouve, en effet, au centre de la France, des stations comparables aux précédentes au voisinage de toutes les fermes où l'on pratique à la fois l'élevage du gros bétail et celui des volailles (oies et canards surtout). Nous en avons vu déjà des exemples avec la mare des Entes et la Mare Ronde. Précisément, j'ai procédé également à des dosages d'oxygène dans cette dernière.

La Mare Ronde, ci-dessus décrite (p. 171 et Pl. I) présente un régime thermique à très larges écarts, comparable à celui de la Mare Verte. Le peuplement de Cladocères durant la saison d'été

y subit des variations tout à fait comparables : même pullulement de *Moina brachiata* et *Daphnia pulex* en août-septembre, mêmes apparitions et disparitions brusques de l'une ou de l'autre espèce. Or, ici encore, ces *disparitions coïncident avec les valeurs les plus faibles des minima diurnes de la teneur en oxygène* et avec les périodes de multiplication particulièrement intense des ectoparasites et des commensaux. On a vu que dans ces conditions une partie des Cladocères présentent des troubles du fonctionnement de l'appareil filtrant et en particulier un ralentissement des battements des appendices thoraciques par suite de la gêne mécanique due à l'accumulation du seston. Cette accumulation massive, entre les valves, de détritus et de microorganismes crée évidemment des conditions respiratoires particulièrement défavorables, d'autant plus dangereuses que la teneur en oxygène, en pleine eau, est toujours faible le matin (minimum $0\text{ cm}^3\text{ 30}$ à $0\text{ cm}^3\text{ 35}$ par litre). On note alors un affaiblissement des animaux, qui tombent sur le fond où les conditions respiratoires sont encore plus mauvaises (absence totale ou traces seulement d'oxygène) et où l'asphyxie fait définitivement son œuvre.

La Mare de l'Eglise (également décrite p. 168) est, comme l'on sait, une station très polluée d'un type un peu différent. En particulier, sa profondeur est plus grande ; aussi, quoique bien éclairée, elle subit des oscillations diurnes de température moins amples et ce seul fait comporte au point de vue écologique des conséquences importantes.

Les données figurant sur le tableau XI se rapportent à une durée d'un peu moins d'un mois. *Daphnia pulex* est d'abord le seul Cladocère, existant d'ailleurs en grande abondance, puis *Moina brachiata* apparaît dans la première semaine de septembre. Les dosages d'oxygène effectués au lever du soleil à 10 centimètres sous la surface donnent des chiffres fort comparables à ceux que j'obtenais dans le fossé près de la Mare Verte à Neuvy : $0\text{ cm}^3\text{ 61}$ à $3\text{ cm}^3\text{ 63}$ par litre. Mais au contact immédiat de la vase, même à très faible distance du bord, la teneur en oxygène s'abaisse bien davantage ; elle tombe à des traces dans les périodes chaudes et demeure constamment inférieure à $0\text{ cm}^3\text{ 45}$ pendant toute la durée des observations. A aucun moment, cependant, on n'observe d'hécatombe de Cladocères liée à l'asphyxie. Les conditions d'oxygénation

TABLEAU XI. — Station polluée. La Mare de l'Eglise à Greffiers. Été 1936.

Dates	Heures	T°	Oxygène cm ³ /litre		Observations
			sur la vase près du fond	à 10 cm. sous la surface	
26 août	6 h. 30	19°	Traces	0,61	Pullulement de <i>Daphnia pulex</i> couvertes d' <i>Amabi-</i> <i>dium</i> , <i>Epistylis</i> , etc.
26 »	17 h.	21°	»	forte sur- saturation	A la surface, gros paquets d'Algues soutenues par de très nombreuses bulles de gaz. Parmi les Algues; beaucoup de <i>Daphnia pulex</i> ayant égale- ment des bulles de gaz entre les valves.
28 »	6 h. 30	17°	0,14	0,86	La densité de la population de <i>Daphnia pulex</i> a énormément diminué.
8 septembre	6 h. 30	14°5	0,36	0,78	Nombreuses <i>Daphnia pulex</i> , couvertes d' <i>Epistylis</i> . Quelques <i>Moina brachiata</i> apparaissent.
9 »	5 h. 30	12°	0,25	1,50	Très nombreuses <i>Daphnia pulex</i> et quelques <i>Moina</i> <i>brachiata</i> .
9 »	11 h. 30	15°	0,37	3,63	<i>Epistylis</i> moins abondants sur les Cladocères.
16 »	6 h. 30	13°	0,42	1,54	Pullulement de <i>Daphnia pulex</i> ; <i>Moina brachiata</i> peu abondantes.
22 »	6 h. 30	14°	0,40	1,86	<i>Daphnia pulex</i> extrêmement nombreuses presque sans <i>Epistylis</i> . <i>Moina brachiata</i> rares.

en pleine eau sont en effet meilleures que dans les stations précédentes et les animaux ne viennent pas sur le fond.

Mais un tout autre phénomène attire ici l'attention. Dans l'après-midi du 26 août, la température de l'eau atteint 21° et l'on constate une très forte sursaturation du milieu en oxygène dissous. En observant de près la surface, on y voit se débattre des *Daphnies* dont les valves emprisonnent une ou plusieurs bulles de gaz. La sursaturation du milieu en oxygène peut donc entraîner ainsi à la surface où ils périssent, certains Cladocères.

J'ai vu des phénomènes analogues se produire avec *Daphnia magna* dans de petits bassins en ciment sur les parois desquels se développaient des Algues. Par des journées très claires et très chaudes, on voit perler à la surface de ces Algues un tapis de bulles brillantes; on observe alors qu'un très grand nombre de *Daphnies* sont entraînées à la surface par des bulles emprisonnées entre leurs valves et semblant provenir des Algues introduites, encore intactes, dans l'appareil filtrant et l'espace prébuccal.

On n'observe jamais de phénomènes semblables dans des stations ombragées, même très polluées, comme par exemple la Mare Carrée à Greffiers. Cet abreuvoir est ensoleillé seulement à la fin de la journée, de sorte que les maxima diurnes de température y sont beaucoup moins élevés. Cette circonstance suffit pour diminuer l'activité des fermentations et faire que, sur le fond, la teneur en oxygène ne s'abaisse pas au-dessous de 0 cm³ 6, tandis qu'en pleine eau elle reste constamment supérieure à 1 cm³ 5 sans jamais atteindre la saturation. Un seul Cladocère, *Daphnia pulex* forme typique, habite cette mare; or, depuis deux ans, je n'ai observé ici aucune de ces hécatombes brusques, signalées précédemment, quoique les *Daphnies* portent des ectoparasites et commensaux en très grande abondance (*Amœbidium*, Rotifères, Cyanophycées, Vorticellidae).

Stations peu polluées, avec végétation aquatique.

Je prendrai maintenant comme exemple des stations d'un type fort différent, mais également très répandu: ce sont des mares ou des rivages d'étangs en général peu pollués par des excréments animaux, mais plus ou moins envahis par la végétation: Potamogeton, Joncs, Renoncule aquatique, Cresson, Lemna. La présence de cette dernière plante (l'espèce la plus fréquente

dans les cas que j'ai observés était *Lemna minor*) est particulièrement caractéristique des stations dont je vais parler et elle est très importante au point de vue qui nous intéresse. D'une part, les *Lemna*, lorsqu'elles recouvrent une partie importante de la surface, diminuent l'éclairement du milieu et par suite abaissent considérablement la température moyenne ; d'autre part, elles donnent par la décomposition de leurs débris une vase noire généralement très pauvre en oxygène. Je n'envisagerai d'ailleurs ici que des cas où les Lentilles d'eau forment seulement de petites plages discontinues, les régions libres pouvant être encore bien oxygénées. Nous examinerons ci-dessous diverses variantes de ce type de stations.

La Fosse Augay (tableau XIII) à Neuvy-Saint-Sépulcre, déjà décrite p. 183, est une mare de quelques mètres carrés, très peu profonde (60 cm. environ) mais encaissée entre deux buissons surplombants. En août-septembre 1931, sa surface est couverte de nombreuses petites plages de *Lemna minor*. Quelques touffes de Cresson poussent près du bord. Le fond est constitué par une épaisse couche de vase noire. La présence de cette vase et la demi-obscurité due au feuillage sont les deux facteurs qui déterminent le régime de la station en ce qui concerne l'oxygène dissous : au contact immédiat de la vase, pas d'oxygène libre ou seulement des traces infimes ; à 10 centimètres au-dessus, encore des teneurs en oxygène très faibles, restant constamment inférieures à $0\text{ cm}^3\text{ 50}$ pendant toute la saison chaude ; dans le reste de l'eau, jusqu'à proximité de la surface, on note des teneurs variant entre $0\text{ cm}^3\text{ 50}$ et $1\text{ cm}^3\text{ 75}$; en résumé, absence presque absolue d'oxygène sur le fond et teneurs restant toujours très faibles dans tout le reste de l'eau. A partir du 11 septembre, cet état de choses se modifiera quelque peu ; les feuilles des buissons étant déjà clairsemées à la suite d'une période très chaude, la teneur en oxygène des régions superficielles s'élève davantage au milieu du jour.

Durant toute la saison d'été deux Cladocères, *Simocephalus vetulus* et *Ceriodaphnia rotunda* habitent cette mare : leur répartition est très distincte et d'ailleurs à peu près invariable. *Simocephalus* demeure constamment en surface, fixé aux plantes. *Ceriodaphnia rotunda* nage toujours immédiatement à la surface de la vase ou à quelques centimètres au-dessus.

L'année suivante, en juillet, la vase est enlevée. Quelques petites

TABLEAU XII. — Deux stations avec végétation supérieure. Newy-Saint-Sépulchre. Été 1931.

Stations	Dates	Heures	T°	Oxygène cm ³ /litre		Observations
				à 10 cm. au-dessus du fond	à 10 cm. sous la surface	
Fosse de la Scierie	26 août 1931	6 h.	12°	0,12	0,23	Surface envahie de plages de <i>Lemna</i> ; cresson; vase noire mélangée de feuilles. Nombreux <i>Sinoc-</i> <i>phalus vetulus</i> , tous immédiatement en surface; <i>Ceriodaphnia rotunda</i> sur la vase.
	27 »	6 h.	11°	0,18	0,76	<i>Sinoccephalus vetulus</i> fixés sur les tiges d'herbes immergées près du bord.
	2 septembre	5 h.	14°	0,13	1,61	<i>Sinoccephalus vetulus</i> en surface seulement. <i>Cerio-</i> <i>daphnia rotunda</i> sur le fond.
	9 »	16 h. 30	16°	1,07	4,83	<i>Sinoccephalus vetulus</i> et <i>Ceriodaphnia rotunda</i> sur le fond. <i>Ceriodaphnia reticulata</i> en surface.
Fosse Marteau	28 août	16 h.	17°	0,74	2,08	Fosse abritée par un buisson surplombant.
	2 septembre	17 h.	18°		2,15	Surface avec très petites plages de <i>Lemna</i> .
	8 »	6 h.	12°		0,22	Le matin { <i>Sinoccephalus vetulus</i> dans les herbes du bord.
	10 »	6 h.	11°		0,38	<i>Ceriodaphnia reticulata</i> en pleine eau
	15 »	17 h.	16°	0,86	2,80	{ <i>Sinoccephalus vetulus</i> jusque sur le fond.
	16 »	6 h. 30	9°	0,15	0,36	L'après-midi { <i>Ceriodaphnia reticulata</i> en pleine eau, plus bas que le matin.

plages de *Lemna* se reconstituent. La teneur en oxygène est, partout, nettement plus élevée et présente des variations diurnes beaucoup plus amples. Dans ces conditions, *Simocephalus vetulus* n'est localisé près de la surface que le matin; durant l'après-midi, il se fixe plus bas, le long des tiges de plantes et sur tous les objets immergés, jusque sur les feuilles mortes tapissant le fond. *Ceriodaphnia rotunda*, devenue rare, est par contre toujours localisée près du fond, au-dessus de petits amas de vase noire. Un troisième Cladocère, *Ceriodaphnia reticulata* est apparu en assez grande abondance et se tient toujours au milieu de l'eau.

Au sujet des migrations diurnes de *Simocephalus vetulus* pendant cette période, il y a lieu de faire une remarque. Il faut les distinguer soigneusement des déplacements analogues dûs au phototropisme. Ces deux sortes de phénomènes se superposent fréquemment; en effet les minima de la teneur en oxygène correspondent le plus souvent aux maxima de la teneur en acide carbonique, et l'on sait que ce dernier accentue vigoureusement le phototropisme des Cladocères. La localisation de *Simocephalus* en surface le matin peut donc, au premier abord, être attribuée au phototropisme aussi bien qu'à la pauvreté en oxygène des régions inférieures et il semble y avoir là une sérieuse difficulté d'interprétation. Cependant, une observation minutieuse permet de tourner cette difficulté. En effet, quand la localisation en surface est due à la trop faible teneur en oxygène des couches profondes, on voit de nombreux individus s'accrocher indifféremment à la face inférieure ou à la face supérieure des feuilles. Ceux qui se fixent ainsi en dessous n'ont évidemment pas une réaction phototrope positive et leur migration diurne vers les régions superficielles ne peut être attribuée qu'aux variations correspondantes des conditions respiratoires.

La Fosse de la Scierie à Neuvy est également une petite mare très peu profonde, partiellement recouverte de *Lemna* et ombragée par un buisson surplombant (voir Planche III). En août-septembre 1931, je trouve, sur le fond des teneurs en oxygène très faibles le matin, mais s'élevant durant l'après-midi jusqu'à $1\text{ cm}^3\text{ O}_2$ (tableau XII). Trois Cladocères sont présents: *Simocephalus vetulus* existe en abondance, accroché en surface, le matin, aux feuilles de Cresson et aux Lentilles d'eau, mais se fixant beaucoup plus bas durant l'après-midi, sur les tiges du cresson et jusque sur le fond;

TABLEAU XIII. — Station envahie par Lemna minor. Étés 1931 et 1932.
La Fosse Augay. Newy-Saint-Sépulchre.

Dates	Heures	T°	Oxygène cm ³ /litre			Observations
			immédia- tement sur la vase	à 50 cm. sous la surface	à 10 cm. sous la surface	
17 août 1931	16 h.	17°	traces	0,35	1,74	Plages de Lemna en surface. Vase noir sur le fond. Sur la vase pullule <i>Ceriodaphnia rotunda</i> Quelques <i>Sinoccephalus vetulus</i> en surface. Pas d'autres Cladocères.
18 »	17 h.	16°	néant	0,40	1,07	id.
21 »	6 h. 30	11°	néant		0,42	id.
1 septembre 1931.	16 h.	16°	néant	0,36	0,78	id.
2 »	7 h.	14°	néant	0,47	0,52	id.
2 »	17 h.	17°	traces	0,34	1,55	id.
4 septembre 1932	6 h. 30	10°	0,42	0,95	1,84	La vase a été enlevée l'hiver dernier; une mince couche s'est reconstituée sur le fond. On trouve une population de Cladocères très abondante et plus variée : <i>Sinoccephalus vetulus</i> en abondance. <i>Ceriodaphnia reticulata</i> en abondance. <i>Ceriodaphnia rotunda</i> en petit nombre.
11 »	16 h.	15°	traces	0,87	2,8	
19 »	6 h. 30	10°	0,12	0,26	0,49	

Ceriodaphnia reticulata est abondante à mi-hauteur en pleine eau ; enfin, étroitement et constamment localisée près du fond couvert de vase noire, *Ceriodaphnia rotunda* pullule. L'analogie entre ces observations et celles qui concernent la mare précédente est évidente ; la présence constante de *Ceriodaphnia rotunda* dans les zones presque complètement dépourvues d'oxygène et le fait que *Simocephalus vetulus*, au contraire, s'éloigne constamment de ces zones sont particulièrement frappants.

La Fosse Marteau, à Neuvy-Saint-Sépulchre (tableau XII) est encore une mare d'un type analogue, mais plus profonde (2 mètres environ au centre) et ombragée par un buisson plus clairsemé. *Lemna minor* y existe en plages discontinues couvrant environ la moitié de la surface. L'écart entre les teneurs en oxygène observées le matin et l'après-midi, est assez accusé, le minimum diurne, même en pleine eau, restant toujours très faible (0 cm³ 15 à 0 cm³ 22). Nous retrouvons ici encore *Simocephalus vetulus* étroitement confiné, le matin, dans les régions superficielles, descendant par contre le long des plantes au milieu du jour. *Ceriodaphnia reticulata* pullule en pleine eau. Je ne trouve pas à ce moment (août-septembre 1931) *Ceriodaphnia rotunda* sur le fond. Mais j'ai récolté cette espèce ici à d'autres époques, en grande abondance, sur la vase noire qui recouvre le fond.

Quittant le Boischaud berrichon je donnerai encore deux exemples de stations d'un type très voisin observées à Greffiers : la Mare Noire et une région littorale envahie par la végétation à la Mare La Cave. Dans ces deux cas encore, *Lemna minor* abonde en surface, entre les joncs et diverses autres plantes à tige dressée (tableau XIV).

En 1936, la Mare Noire est une très petite flaque envahie par *Phragmites communis* et recouverte d'un tapis de *Lemna* presque continu. Sous ce tapis, la teneur en oxygène est très faible et à 35 centimètres de profondeur, immédiatement au-dessus de la vase, cette teneur s'annule. Parmi les plantes, nous retrouvons *Simocephalus vetulus* constamment accroché sous la surface et *Ceriodaphnia rotunda* localisée sur le fond, près de la vase privée d'oxygène.

L'herbier nord-est de la Mare La Cave présente des conditions un peu différentes. A la surface d'une très mince couche d'eau, parmi des herbes dont le pied seulement est immergé, des plages discontinues de *Lemna* s'étendent sur une surface d'une dizaine de

TABLEAU XIV. — Trois stations peu polluées, avec végétation supérieure. Greffiers. Été 1936.

Stations	Dates	Heures	T°	Oxygène cm ³ /litre			Observations
				sur le fond	à 25 cm. de profondeur	à 10 cm. de profondeur	
La Mare Noire	18 août 1936	16 h. 30	21°5	néant	0,74	1,3	Très nombreuses <i>Ceriodaphnia rotunda</i> au fond sur la vase noire. Très nombreux <i>Simocephalus velulus</i> accrochés aux <i>Lemna</i> en surface.
Mare La Cavé (Herbier Nord-Est)	27 juillet	10 h.	16°5	traces			<i>Ceriodaphnia rotunda</i> pullule.
	27 juillet	10 h.		0,76			<i>Chydorus sphaericus</i> pullule.
	16 sept.	9 h.	13°	0,31			<i>Ceriodaphnia rotunda</i> très abondante.
	16 sept.	9 h.		1,03			<i>Chydorus sphaericus</i> , très abondant.
Le Trou aux Loups							La mesure sur le fond est faite assez près du bord ; ce fond est recouvert de fins débris de bois et de feuilles mortes.
	27 juillet	16 h.	17°	2,3	4,6	6,4	pleine eau { <i>Daphnia longispina</i> et <i>Ceriodaphnia</i> <i>megops</i> extrêmement abondantes, <i>Scapholeberis mucronata</i> , <i>Simocephalus velulus</i> , près du fond { <i>Macrothrix laticornis</i> , <i>Leydigia leydigii</i> , <i>Peracantha truncata</i> .
	30 sept.	16 h.	11°5	3,2	5,3	7,8	

mètres carrés ; le fond est recouvert d'une vase noire ou grisâtre selon la nature des débris végétaux qui prédominent et leur degré de décomposition. Les dosages montrent que la vase noire est toujours beaucoup plus pauvre en oxygène que la vase grise (voir tableau XIV). Deux Cladocères sont présents, *Ceriodaphnia rotunda* et *Chydorus sphaericus* ; mais leur répartition est très nettement distincte : *Ceriodaphnia* est localisée dans les zones à vase noire, *Chydorus* seulement à la surface de la vase grise. Des prises faites avec une pipette montrent la rigueur de cette séparation ; ici encore, étant donné que des considérations relatives aux autres facteurs importants, comme la température ou l'éclairement, ne peuvent expliquer cette distribution si particulière, l'idée s'impose que ces deux espèces ont des exigences différentes vis-à-vis de la teneur en oxygène.

Pour en terminer avec ces quelques exemples-types, je rapporterai encore quelques observations effectuées dans le Trou aux Loups, cette si intéressante station de forêt dont j'ai déjà parlé à maintes reprises (voir tableau XIV et Planche I). Cette flaque, durant l'été 1936, est beaucoup moins riche que les précédentes en végétation aquatique. En particulier il n'y a pas de *Lemna* et la vase du fond est presque uniquement constituée par des débris de feuilles et d'écorce de chêne. Sur ces débris, la teneur en oxygène reste toujours assez élevée (minimum observé : 2 cm³ 3) et l'écart diurne est faible. Aussi dans cette flaque peuplée, comme on l'a vu (p. 163), de nombreux Cladocères, on n'observe ni disparitions brusques de certaines espèces, ni migrations diurnes en relation directe avec les variations de la teneur en oxygène des différentes parties de la flaque, ni localisations aussi remarquables que celles dont il vient d'être question à propos de la Mare La Cave. C'est ainsi que *Simocephalus vetulus* peut être récolté aussi bien le matin que l'après-midi parmi les débris végétaux qui tapissent le fond. *Chydorus sphaericus*, de même, existe partout et constamment en abondance sur le fond. *Ceriodaphnia rotunda*, cependant, est très peu abondante et localisée à proximité de petites plages de vase fine et noirâtre, en des points où l'on observe les plus faibles teneurs en oxygène. *Macrothrix laticornis*, *Leydigia leydigii* et *Peracantha truncata* sont répartis uniformément à la surface de la vase végétale sur tout le pourtour. On remarque que *Scapholeberis mucronata*, également cantonnée aux abords du

rivage, circule constamment tout près de la surface et même, en général, le matin, est immédiatement suspendue sous la pellicule superficielle. Quant à *Daphnia longispina* et *Ceriodaphnia megops*, elles abondent en eau libre; mais leurs déplacements verticaux, comme on l'a déjà vu pour la première de ces espèces, sont uniquement fonction de l'éclairement et sans rapport avec les variations de la teneur en oxygène, ce qui prouve que cette teneur est assez élevée, même près du fond, pour suffire à leurs besoins.

B. — Etude expérimentale de la résistance à l'asphyxie de différents Cladocères.

Pour bien interpréter certains points des observations précédentes, il m'a paru indispensable d'entreprendre une étude expérimentale des exigences comparées d'un certain nombre de Cladocères. J'exposerai ci-dessous le principe et les résultats de cette étude.

On trouve de divers côtés, dans la bibliographie, des allusions plus ou moins vagues aux besoins de certains Cladocères en oxygène dissous, comparés à ceux de divers autres organismes du plancton. Des indications plus précises relatives à la consommation d'oxygène par *Simocephalus expinosus* sont fournies par OBRESHKOVE et BANTA (1930) et OBRESHKOVE encore (1930), dont les résultats sont commentés par TERA0 (1931). En ce qui concerne la teneur limite en oxygène compatible avec la vie de quelques espèces, BIRGE et JUDAY nous fournissent quelques données intéressantes dans leur important travail sur les gaz dissous dans les Lacs du Wisconsin (1911), où quelques lignes sont consacrées à la comparaison des besoins en oxygène de différents Copépodes, Ostracodes et Cladocères. Il ne s'agit que de résultats d'observations dans la nature, mais appuyés sur des mesures particulièrement soignées. Des Ostracodes et des Nauplii de Copépodes sont trouvés jusque dans des eaux ne contenant pas d'oxygène décelable. *Cyclops bicuspidatus* adulte peut encore vivre dans des zones où l'on trouve moins de 0 cm³ 1 d'oxygène par litre. Quant aux Cladocères, dans l'ensemble, ils sont beaucoup plus exigeants. *Daphnia longispina* var. *hyalina* et *Daphnia pulex* en servent d'exemples (notons que, pour cette dernière espèce, il s'agit de races lacustres, bien distinctes de nos variétés européennes des petites mares). BIRGE et

JUDAY constatent que ces deux *Daphnies* n'existent pratiquement plus en présence de teneurs en oxygène inférieures à $0\text{ cm}^3\text{ 20}$ ou $0\text{ cm}^3\text{ 25}$ par litre. *Diaphanosoma*, *Chydorus* et *Bosmina* (le genre seul est indiqué pour ces diverses formes) ont, ainsi que *Daphnia retrocurva*, des besoins encore plus grands. On les trouve en abondance dans des eaux constamment très riches en oxygène ; on ne les observe plus en revanche que très rarement dans les zones où l'eau contient moins de $0\text{ cm}^3\text{ 5}$ par litre (BIRGE et JUDAY, p. 121, 1911). Dans les Finger Lakes de New-York, les mêmes auteurs font encore des constatations analogues, sans donner cependant des indications aussi détaillées : ils notent simplement qu'on ne trouve plus de Cladocères pour des teneurs en oxygène inférieures à $0\text{ cm}^3\text{ 2}$ à $0\text{ cm}^3\text{ 3}$ par litre (BIRGE et JUDAY, p. 596, 1912). Indiquons enfin les résultats d'une étude expérimentale de WAGLER (1923) concernant la résistance à l'asphyxie de *Daphnia cucullata* : les valeurs trouvées par cet auteur pour la teneur-limite compatible avec la vie de cette espèce oscillent entre $0\text{ cm}^3\text{ 20}$ et $0\text{ cm}^3\text{ 69}$.

Plus récemment, WOLTERECK (1932) étudie de très près la répartition des *Daphnies* lacustres dans les lacs américains en fonction de la teneur en oxygène. Enfin AURICH (1933) examine à son tour la répartition du zooplancton en fonction de la teneur en oxygène dans différents types de lacs ; *Leptodora Kindtii* apparaît comme une forme particulièrement exigeante, trouvée rarement lorsque la teneur en oxygène est inférieure à $1\text{ cm}^3\text{ 3}$ par litre ; *Bosmina coregoni* et *Ceriodaphnia pulchella* disparaissent pratiquement pour des teneurs variant entre $0\text{ cm}^3\text{ 1}$ et $0\text{ cm}^3\text{ 5}$; *Daphnia longispina* devient peu fréquente au-dessous de 1 centimètre cube par litre et très rare au-dessous de $0\text{ cm}^3\text{ 13}$; *Daphnia cucullata* est plus résistante et ne se raréfie qu'au-dessous de $0\text{ cm}^3\text{ 5}$ d'oxygène par litre.

On voit que les teneurs-limites trouvées par les divers auteurs pour une même espèce peuvent varier notablement. Mais on retrouve un certain ordre dans la résistance relative des différentes formes : c'est ainsi par exemple que les *Bosmines* se montrent constamment plus sensibles que les *Daphnies*.

J'ai entrepris de mon côté une étude expérimentale méthodique visant à comparer la résistance à l'asphyxie de dix-huit Cladocères très communs dans les petites mares et les zones littorales des étangs, c'est-à-dire dans des milieux où la teneur en oxygène devient souvent extrêmement faible.

I. — Principes des expériences.

Pour étudier la résistance à l'asphyxie de *Daphnia cucullata*, WAGLER employait un procédé assez fréquemment utilisé dans ce genre de recherches : il plaçait les *Daphnies* dans de petits flacons soigneusement bouchés contenant de l'eau de l'étang où ont été récoltés les Cladocères ; puis il dosait l'oxygène dissous dès l'apparition des premiers symptômes d'asphyxie. Il est clair qu'une telle façon de procéder présente différents inconvénients. Dans ce milieu confiné de composition mal connue, en même temps que l'oxygène se raréfie, le gaz carbonique s'accumule ainsi d'ailleurs, éventuellement, que d'autres substances nuisibles. Dans ces conditions les troubles observés chez les *Daphnies* peuvent n'être pas dûs uniquement à la privation d'oxygène. D'autre part, la répartition de l'oxygène dans ce milieu, qui contient évidemment de nombreux micro-organismes, n'est certainement pas homogène ; l'expérience montre même que les différences entre deux points du liquide assez voisins, en particulier près du fond, peuvent être très importantes.

Voulant étudier comparativement la résistance de plusieurs espèces à l'asphyxie, j'ai cherché un dispositif permettant d'éviter autant que possible les causes d'erreurs précédentes. En particulier je me suis proposé : a) d'éviter pendant toute la durée de l'expérience l'accumulation de gaz carbonique ou d'autres substances nuisibles ; b) d'avoir dans tout le liquide une répartition égale de l'oxygène ainsi qu'une température homogène et constante.

Deux dispositifs un peu différents ont été utilisés à cet effet.

Le principe de l'opération consiste à priver progressivement le milieu d'oxygène en y faisant barboter très lentement un courant de gaz inerte (c'est l'azote qui a été employé ici). Beaucoup de Cladocères étant fort sensibles aux chocs et secousses mécaniques, le barbotage doit s'effectuer dans une partie de l'appareil où les animaux ne pénètrent pas. L'oxygène, en même temps d'ailleurs que le gaz carbonique, est éliminé par entraînement tandis que la lente circulation du liquide produit un brassage sans heurt. L'appareil tout entier est plongé dans un bac plein d'eau qui maintient une température constante. Le dosage de l'oxygène est effectué à la fin de l'opération par le procédé de WINKLER. Voici d'ailleurs le détail du dispositif et la marche de l'expérience.

Le milieu est constitué par de l'eau de source bouillie et filtrée ; l'ébullition chasse la plus grande partie du gaz carbonique et de l'oxygène. On note le pH ainsi que la dureté totale du liquide au commencement de l'expérience. En règle générale, le pH est à ce moment compris entre 8,1 et 8,3 et la dureté, exprimée en milligrammes de CaO par litre, entre 35 et 40. On ramène le pH à 7

par addition d'une petite quantité d'un mélange-tampon $\text{PO}_4\text{HNa}^2 + \text{PO}_4\text{H}^2\text{K}$. Le volume d'eau employé est naturellement toujours le même (250 centimètres cubes). Cette quantité présente l'avantage de permettre le prélèvement d'échan-

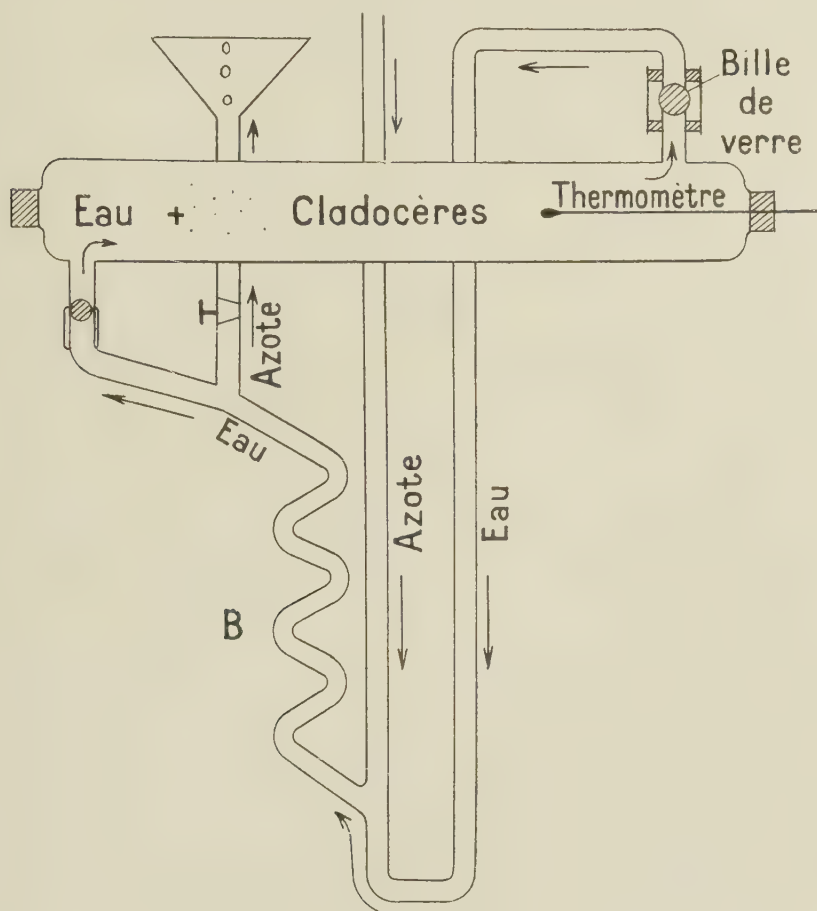


Fig. 31. — Etude expérimentale de la résistance des Cladocères à l'asphyxie.
— Appareil à corps cylindrique : commodité d'observation, mais homogénéité insuffisante du milieu.

B, barboteur dans lequel se produit l'entraînement du liquide.

illons suffisants pour le dosage final, tout en n'exigeant pas pour l'expérience un barbotage trop prolongé.

L'appareillage comporte toujours une bombe à azote et un barboteur constitué par un serpentin de verre; entre la bombe et le serpentin sont intercalés, comme d'habitude en ces sortes d'opérations, un flacon laveur et une colonne

à chaux sodée, destinés à éliminer les impuretés éventuelles. Le corps de l'appareil dans lequel sont placés les Cladocères est constitué soit par un cylindre de verre, genre manchon de réfrigérant, soit par une fiole conique à tubulure latérale (voir fig. 31 et 32). Le premier de ces dispositifs, qui est en apparence le plus simple, s'est révélé à l'expérience présenter un inconvénient sérieux. La lente circulation d'eau dans le cylindre, en l'absence de toute agitation mécani-

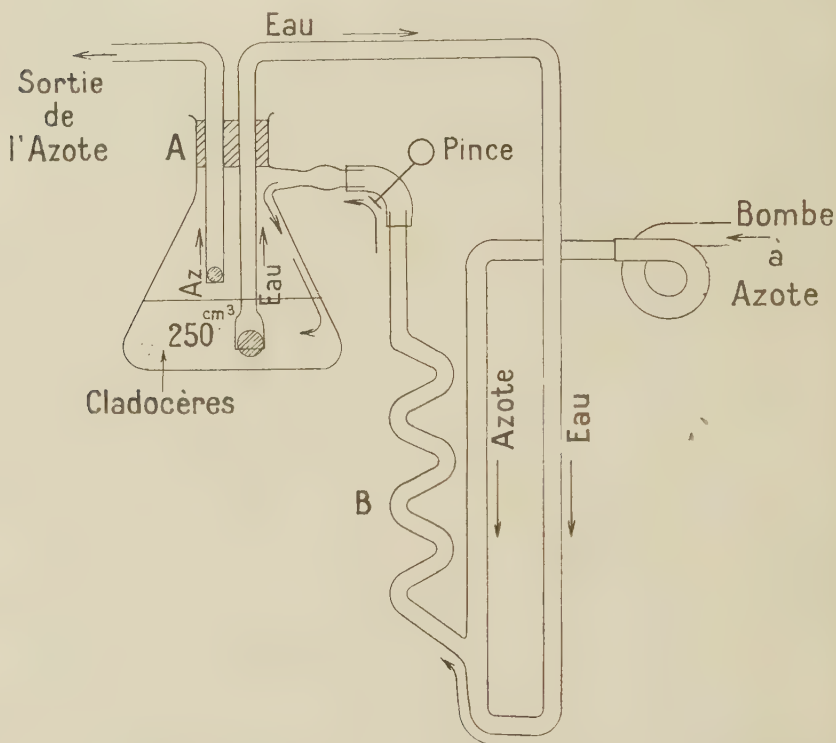


Fig. 32. — Etude expérimentale de la résistance des Cladocères à l'asphyxie.

— Appareil dont le corps est une fiole conique : brassage du milieu plus satisfaisant que dans l'appareil représenté par la figure précédente.

A, bouchon à deux trous ; B, barboteur.

que, ne produisait pas un brassage satisfaisant de l'ensemble. Le dosage d'oxygène effectué sur deux échantillons à la fin de l'opération révélait une hétérogénéité, que des essais avec un liquide coloré permettaient de constater de façon encore plus nette. Cependant, ce dispositif présente l'avantage de permettre une observation très facile du comportement des animaux durant l'expérience et je l'ai utilisé pour les essais préliminaires ne comportant pas de dosage.

Pour les autres, j'ai adopté celui que représente la figure 32 et dont le fonctionnement est facile à décrire. L'azote arrive à droite de la figure, entraînant le liquide dans le sens indiqué par les flèches. Montant en B, dans le barboteur,

le liquide retombe le long de la paroi de la fiole et cette chute provoque, sans secousses brutales, des mouvements de convection suffisants pour bien brasser le milieu. L'eau est reprise ensuite par un siphon et retourne au barboteur. L'espace libre au-dessus du liquide, dans la fiole, est rempli d'azote.

Une petite difficulté se présente. Le courant d'eau, si régulier et si lent soit-il, risque d'entraîner certains Cladocères, surtout vers la fin de l'opération lorsqu'ils commencent à s'affaiblir. Une petite bille de verre, reposant sur l'extrémité munie d'un léger rebord du siphon est un dispositif idéal permettant le passage du liquide et arrêtant les animaux sans les accrocher ou les traumatiser. Un artifice simple fournit encore une sécurité supplémentaire : il suffit d'entourer l'extrémité du siphon d'un petit manchon noir pour en écarter absolument la quasi-totalité des Cladocères qui, dans les conditions de l'expérience, manifestent généralement de façon très marquée un phototropisme positif. L'opération est conduite lentement ; elle dure 2 heures à 2 heures 1/2 en général, de façon à écarter les causes d'erreur que comporterait un changement trop brusque des conditions respiratoires. Comme, d'autre part, l'excès de CO_2 produit par la respiration est entraîné au fur et à mesure, en même temps que l'oxygène, on observera donc uniquement ici les effets de la privation d'oxygène sur les animaux en expérience.

Choix et préparation du matériel.

Les besoins en oxygène pouvant varier de façon importante avec l'âge, la taille, etc. ⁽¹⁾, il importe d'abord de choisir des animaux aussi comparables que possible. Dans les expériences exposées ci-dessous, j'ai toujours pris des femelles parthénogénétiques, choisies de façon à avoir, pour une espèce déterminée et au cours d'une même expérience, un lot d'individus sensiblement de même taille. Je les utilise aussitôt que possible après la sortie de leur milieu naturel, en ayant soin qu'ils soient bien nourris et présentent un comportement normal. La provenance est toujours notée afin de déterminer si, dans une même espèce ou variété, les résultats peuvent différer suivant les lignées. Diverses indications sont encore consignées, en particulier la présence éventuelle d'ectoparasites et de commensaux externes sur les appendices ou le bord des valves.

Examen des animaux en fin d'expérience.

A la fin de l'expérience, la fiole est débouchée et son contenu versé dans un petit cristalliseur. Je procède alors à un premier examen très rapide de l'état des animaux ; puis je reprends l'exa-

(1) Voir OBRESKHOVE et TERAQ, cités plus haut.

men plus détaillé de chacun d'eux, séparant les individus morts et transvasant les autres dans un milieu normalement oxygéné. Un nouvel examen est effectué six heures plus tard dans ce milieu, pour voir combien d'individus ont subi seulement un choc temporaire et combien ne se sont pas rétablis.

II. — Exposé des résultats.

I. ESSAIS PRÉLIMINAIRES

Un certain nombre d'essais ont été d'abord entrepris sans effectuer de dosage. J'en résumerai brièvement les résultats.

1^{re} expérience : 18 septembre 1936. Température 18°; pH = 7,3 à 7,6.

On introduit dans l'appareil 9 ♀ parthénogénétiques de chacune des espèces suivantes : *Scapholeberis mucronata*, *Daphnia longispina*, *Daphnia pulex*, *Simocephalus vetulus*, *Ceriodaphnia rotunda*, *Ceriodaphnia megops*, *Eurycercus lamellatus*, *Sida crystallina*. Tous ces Cladocères proviennent directement de stations naturelles : Mare de l'Eglise, Trou aux Loups et Etang d'Or. On fait passer de l'azote bulle à bulle dans le barboteur comme il a été dit précédemment. Tous les animaux présentent encore un comportement normal au bout d'une heure. Au bout d'une heure un quart, un certain nombre d'*Eurycercus* s'agitent vivement et se portent vers la lumière, manifestant un phototropisme intense. Bientôt ils présentent des troubles de locomotion et on observe des chutes répétées sur le fond. Très peu de temps après, les *Sida* s'agitent à leur tour et tombent également. Au bout d'une heure et demie environ les *Daphnia longispina* deviennent à leur tour très fortement photopositives, puis tombent sur le fond après une période d'agitation. Au bout de deux heures environ à partir du commencement de l'expérience, les mêmes phénomènes se reproduisent avec *Ceriodaphnia megops* et *Scapholeberis mucronata*. J'arrête le barbotage et j'ouvre l'appareil au bout de deux heures un quart. L'examen des animaux permet de constater ce qui suit :
Eurycercus lamellatus, tous morts.

Sida crystallina, toutes mortes.

Daphnia longispina, 6 mortes et 3 autres mourantes.

Scapholeberis mucronata, 3 mortes, 1 mourante, 5 normales.

Ceriodaphnia megops, 2 mortes, 2 mourantes, 5 normales.

Simocephalus vetulus, tous normaux.

Daphnia pulex, toutes normales.

Ceriodaphnia rotunda, toutes normales.

2^e expérience : 28 septembre 1936. Température 18°; pH = 7,4-7,5.

On introduit dans le même appareil 12 *Daphnia pulex* ♀ provenant du Trou aux Loups, 12 *Daphnia pulex* ♀ de la Mare de l'Eglise, 12 *Daphnia longispina* ♀ du Trou aux Loups, 12 ♀ *Simocephalus vetulus* de l'Etang des Ecrevisses. On fait barboter l'azote bulle à bulle comme précédemment.

Les *Daphnia longispina* tombent les premières, au bout d'une heure un quart, après avoir manifesté pendant quelques minutes un phototropisme intense. Suivent les *Daphnia pulex* de la Mare de l'Eglise et les *Simocephalus vetulus*, qui, au bout de deux heures et demie, sont tous couchés sur le fond. Les *Daphnia pulex* du Trou aux Loups (reconnaissables au développement marqué de la carène sur la nuque) commencent à ce moment à donner des signes d'agitation. On arrête l'expérience. L'examen permet de constater l'état suivant des animaux :

Daphnia longispina, toutes mourantes.

Simocephalus vetulus, tous mourants.

Daphnia pulex de la Mare de l'Eglise, 2 sont mourantes, 8 ont seulement subi un choc et se rétablissent au bout de quelques minutes, 2 sont restées normales.

Daphnia pulex du Trou aux Loups, 6 ont seulement subi un choc et se rétablissent, les 6 autres sont normales.

3^e expérience : 28 septembre 1936. Température 19°; pH = 7,2-7,4.

On introduit 15 *Daphnia pulex* ♀ provenant d'un élevage au Laboratoire et 15 *Daphnia pulex* ♀ provenant directement de la Mare de l'Eglise. Ces dernières portent de petits paquets d'*Epistylis Daphniæ* au rostre, au postabdomen, sur les appendices thoraciques et ces commensaux ne se détachent pas durant l'expérience, ce qui permet de distinguer aisément les individus de chaque lot.

On observe que les *Daphnia pulex* de la Mare de l'Eglise tombent sur le fond les premières, au bout de deux heures un quart environ. Celles de l'élevage ne donnent des signes d'agitation qu'au bout de deux heures et demie. On arrête alors le passage d'azote, et l'on examine les animaux.

Daphnia pulex de la Mare de l'Eglise : 1 est morte, 7 mourantes, 5 n'ont subi qu'un choc léger et 2 sont normales.

Daphnia pulex de l'élevage : 7 n'ont subi qu'un choc léger et recommencent bientôt à nager, 8 sont normales.

Notons en passant que les *Epistylis* fixés sur les *Daphnies* conservent une activité normale.

4^e expérience : 1^{er} octobre 1936. Température 19°; pH = 7,3 à 7,5.

On introduit 10 *Daphnia pulex* ♀ de la Mare de l'Eglise, 10 *Daphnia pulex* ♀ de l'élevage et 10 *Moina brachiata* ♀ provenant également d'un élevage. Notons que les *Daphnia pulex* de la Mare de l'Eglise sont parasitées abondamment par un *Amæbidium*.

On observe que les *Daphnia pulex* de la Mare de l'Eglise tombent les premières au bout d'une heure trois quarts environ. Suivent quelques *Moina brachiata*. On arrête alors l'expérience et on constate les faits suivants :

Daphnia pulex de la Mare de l'Eglise, 1 est morte, 7 mourantes, 2 ont subi un choc léger.

Moina brachiata, 3 ont subi un choc assez marqué mais se rétablissent lentement, les 7 autres sont normales.

Daphnia pulex de l'élevage, toutes sont normales.

5^e expérience : 10 octobre 1936. Température 16°; pH = 7,4-7,6.

On introduit 20 *Daphnia pulex* ♀ de la Mare de l'Eglise et 20 *Chydorus sphaericus* ♀ de la Mare la Cave.

On observe que la plupart des *Chydorus* sont immobiles sur le fond au bout d'une heure trois quarts. A ce moment quelques *Daphnies* sont également tombées. J'arrête l'expérience et j'examine les animaux.

Chydorus sphaericus : 15 sont morts, 3 sont mourants, 2 restent normaux. Notons que tous sont exempts d'ectoparasites.

Daphnia pulex : 4 sont mourantes et 16 normales. L'examen plus détaillé met en évidence une particularité intéressante ; les 4 *Daphnies* mourantes portent de gros paquets d'*Epistylis* sur les appendices thoraciques, dont les mouvements sont très ralentis et irréguliers. En revanche, les individus restés normaux ne portent que quelques *Epistylis* ou en sont complètement exempts. Cette différence est extrêmement nette.

6^e expérience : 15 mai 1937. Température 17°; pH = 7,3-7,6.

On introduit dans l'appareil 40 *Daphnia pulex* ♀ de la Mare de l'Eglise. Un certain nombre d'entre elles sont couvertes d'ecto-

parasites. La partie postérieure de la carapace porte des *Cyanophycées* en masses serrées, ainsi que de nombreux *Eugleniens* agglutinés par la gelée des *Cyanophycées* ⁽¹⁾, mais les appendices thoraciques sont propres. Sur toute la carapace, en outre, sont fixés de très nombreux individus de *Brachionus rubens*. J'arrête le passage d'azote au bout de deux heures trois quarts environ, alors qu'une douzaine de *Daphnies* manifestent des troubles de locomotion et tombent sur le fond.

L'examen des animaux montre que deux *Daphnies* seulement sont mortes ; 5 sont mourantes et les autres n'ont subi qu'un choc léger ou sont normales. On n'observe ici aucune relation entre l'extrême abondance des ectoparasites et commensaux fixés sur la carapace et la sensibilité à l'asphyxie. Notons en passant que tous les Rotifères sont restés très vivants, même ceux qui sont fixés sur des *Daphnies* agonisantes. Ils sont incontestablement plus résistants à l'asphyxie que les *Daphnies* elles-mêmes.

De ces premiers essais ressortent plusieurs constatations :

1° Les divers Cladocères étudiés présentent, toutes conditions égales, des différences parfois considérables quant à leur résistance à l'asphyxie. Ces différences sont telles qu'elles peuvent certainement avoir des conséquences écologiques importantes. Le nombre des individus de chaque espèce morts ou mourants à la fin d'une même expérience matérialise cette constatation ; mais l'observation des symptômes d'asphyxie, débutant par des troubles du comportement et se terminant par la chute sur le fond, fournit un autre moyen d'apprécier l'intervalle qui sépare la résistance des diverses espèces. On voit celles-ci tomber successivement, par groupes distincts et souvent même très nettement séparés. La technique du barbotage ménagé, permettant de régler à volonté la vitesse d'appauvrissement en oxygène, est ainsi extrêmement commode pour apercevoir des différences parfois très faibles et cependant susceptibles d'intervenir pratiquement dans certaines circonstances naturelles. Les deux moyens de contrôle, observation de la succession des troubles de comportement et dénombrement des cadavres

(1) Ces *Cyanophycées* n'ont pas été, à ce moment, déterminées. Mais, un an plus tard, environ à la même époque, j'ai retrouvé dans cette mare *Daphnia pulex* dans un état tout à fait semblable. J'ai pu alors, comme on l'a vu ci-dessus (p. 153), faire déterminer les ectoparasites, *Cyanophycées* et *Beggiatoa*.

confirment mutuellement : les espèces auxquelles appartiennent les premiers animaux tombés sont aussi celles qui montrent, à la fin de l'expérience, le plus grand nombre de morts.

2° En dehors des différences spécifiques on observe parfois des écarts notables entre les résultats relatifs à des souches différentes appartenant à la même espèce, voire à la même variété. C'est le cas, par exemple, pour *Daphnia pulex* provenant de la Mare de l'Eglise, d'une part, et les exemplaires de la même variété venant d'un élevage au laboratoire, d'autre part. Constamment, ces derniers se montrent les plus résistants à l'asphyxie. Parfois l'intervalle est suffisant pour qu'entre les limites de résistance de deux lots de la même espèce s'intercale celle d'un autre Cladocère, dont les exigences à ce point de vue sont du même ordre de grandeur : cas observé, par exemple, avec un lot de *Moina brachiata* et 2 lots de *Daphnia pulex* de provenance différente. Or, on a vu que ces deux espèces habitent fréquemment ensemble et que l'une ou l'autre peut disparaître momentanément, dans des conditions qui semblent précisément liées aux variations de la teneur en oxygène.

3° Des différences de résistance apparaissent même parfois entre des individus de même provenance : elles coïncident fréquemment avec la fixation massive sur les appendices thoraciques d'ectoparasites ou commensaux qui, eux, sont en général extrêmement résistants à l'asphyxie (cas de *Daphnia pulex* à la Mare de l'Eglise).

2. EXPÉRIENCES COMPORTANT UN DOSAGE D'OXYGÈNE

Une seconde série d'essais est réalisée en procédant comme ci-dessus, mais en dosant l'oxygène à la fin des opérations. Dans chaque expérience, on se propose de comparer la résistance à l'asphyxie de 5 à 8 espèces, chacune de celles-ci étant représentée par 10 ♀ parthénogénétiques de même provenance.

L'appareil (fig. 32) étant en ordre de marche, les animaux sont rapidement lavés et introduits dans la fiole. On envoie ensuite l'azote bulle à bulle dans le barboteur. Lorsqu'on arrête l'expérience de la façon indiquée pour les essais préliminaires, on prélève les échantillons d'eau pour le dosage et on retire avec précaution les animaux aux fins d'examen.

Étant données les très faibles teneurs en oxygène en présence desquelles on se trouve, le dosage est particulièrement délicat; il convient notamment d'effectuer le prélèvement des échantillons d'eau à l'abri de l'air, dans une atmosphère d'azote, opération qu'on peut réaliser de la façon suivante. On munit le vase jaugé qui doit servir au dosage d'un bouchon à deux trous que traversent des tubes étroits puis on le branche, quelque temps avant la fin de l'expérience, sur l'orifice de sortie de l'azote. L'azote traverse donc ce récipient avant de sortir et en chasse rapidement l'air. L'expérience étant terminée, on ferme la pince placée au-dessus de B, entre le serpentin du barboteur et la tubulure latérale de la fiole, puis on incline cette dernière de façon que le siphon soit hors de l'eau, le tube de sortie au contraire y plongeant. Le courant d'azote passe directement dans la fiole par le siphon et refoule le liquide dans le récipient servant au prélèvement. L'extrémité du tube de sortie a été naturellement munie comme celle du siphon, en prévision de cette opération, d'un dispositif à bille destiné à empêcher l'entraînement des Cladocères. On sépare enfin l'échantillon et l'on opère le dosage d'oxygène avec les réactifs de WINKLER ⁽¹⁾.

J'ai effectué ainsi 11 expériences à la température de 16° (tableau XV), 14 à la température de 19° (tableau XVI) et enfin 5 à la température de 22° (tableau XVII).

Dans chacun de ces tableaux, les expériences ont été rangées selon l'ordre décroissant de la teneur en oxygène trouvée en fin d'opération. Verticalement, les Cladocères sont classés approximativement suivant leur résistance à l'asphyxie, sauf les trois dernières espèces figurant dans le tableau XV, pour lesquelles les résultats ne permettent pas d'établir une limite précise. Chaque colonne représente une expérience; on y a fait figurer le nombre d'animaux morts ou mourants à la fin de l'opération.

Les résultats obtenus sont remarquables dans l'ensemble par leur homogénéité, comme l'examen des tableaux permet aisément de s'en rendre compte.

Influence de la température. — On constate que la résistance à l'asphyxie diminue quand la température augmente. Pour une même teneur finale en oxygène, la mortalité est nettement plus forte à 22° qu'à 19° et à 16°. Cela n'a certes rien de surprenant et je n'insisterai pas. Il n'est d'ailleurs pas possible vu le nombre des expériences par catégorie, de tirer de ces essais une loi numérique ayant, à ce point de vue, une signification générale.

(1) Il y a lieu de noter que, pendant l'expérience, les Cladocères peuvent excréter dans le milieu des quantités très faibles mais cependant parfois non négligeables de substances réductrices, telles que des nitrites. Il faut dès lors utiliser, pour le dosage, un procédé correctif, ainsi qu'il a été dit au début de ce chapitre.

Différence de résistance selon les espèces.

On retrouve avec une grande constance les différences spécifiques déjà notées au cours des essais préliminaires. Mais les expériences présentes portent sur un plus grand nombre d'espèces. On peut ranger ces Cladocères dans un ordre qui se retrouve approximativement d'une expérience à l'autre à condition que l'on considère toujours, pour chaque espèce, des animaux de même provenance. Particulièrement sensibles sont : *Sida Crystallina*, *Eurycercus lamellatus*, et, à un degré moindre, *Daphnia longispina* provenant directement du Trou aux Loups. A 19°, dans les conditions des expériences une teneur en oxygène de 0 cm³ 60 par litre se montre déjà défavorable à ces espèces. Vient ensuite *Ceriodaphnia megops*.

On peut ranger dans un autre groupe un peu plus résistant *Simocephalus vetulus*, *Scapholeberis mucronata* et *Chydorus sphaericus*, avec des différences assez marquées suivant la provenance des souches, surtout en ce qui concerne *Simocephalus*. A 19°, dans les conditions des expériences, la teneur en oxygène de 0 cm³ 18 par litre se montre constamment mortel^l pour ces formes.

Beaucoup plus résistantes sont *Moina brachiata*, *Daphnia pulex* et *Daphnia magna*. Suivant la provenance des individus mis en expérience, la première de ces espèces est moins exigeante que la seconde, ou inversement. Si l'on fait abstraction de la souche de *Daphnia pulex* provenant de la Mare de l'Eglise, dont nous examinerons le cas ci-dessous, on peut considérer qu'une teneur en oxygène inférieure à 0 cm³ 10 par litre est défavorable à ces formes sans être cependant mortelle pour tous les individus.

Enfin l'espèce la plus résistante parmi tous les Cladocères étudiés paraît être *Ceriodaphnia rotunda*. A 19° en présence d'une teneur en oxygène de 0 cm³ 08 tous les individus sont encore parfaitement vivants et normaux. Dans la nature, d'ailleurs, cette espèce se rencontre en des points où l'on ne peut déceler d'oxygène libre.

Pour trois autres espèces, *Peracantha truncata*, *Macrothrix laticornis* et *Leydigia Leydigii*, je n'ai que quelques résultats permettant seulement de constater que ces formes se contentent à 16°, dans les conditions des expériences, de teneurs en oxygène respectivement inférieures à 0 cm³ 30, 0 cm³ 29 et 0 cm³ 21. Les deux

derniers au moins se rangent donc certainement parmi les Cladocères très peu exigeants par rapport à la teneur en oxygène dissous.

TABLEAU XVII. — *Résistance à l'abaissement de la teneur en oxygène dissous. Résultats de 5 expériences. T° 22°.*

Dans chaque colonne, on a porté le *nombre d'animaux morts ou mourants* à la fin d'une expérience (sur 10 individus de chaque espèce utilisés). On opère uniquement avec des ♀ parthénogénétiques. Les différentes formes sont rangées approximativement par ordre de résistance croissante.

Provenance des animaux	Nos des expériences	I	II	III	IV	V
	Oxygène (cm ³ par litre) à la fin des expériences	0,67	0,63	0,46	0,43	0,12
	Espèces					
Etang d'Or	<i>Eurycercus lamellatus</i>				10	10
Elevage	<i>Daphnia longispina</i>	9				10
Mare La Cave . . .	<i>Scapholeberis mucronata</i> . . .	10	10	10	10	10
Etang des Ecrevisses .	<i>Chydorus sphæricus</i>	0		5		
Elevage	<i>Moina brachiata</i>	1	0	0	1	3
Elevage	<i>Daphnia pulex</i> f. typique . .	0	0	0		8
Mare La Cave . . .	<i>Ceriodaphnia rotunda</i>	0	0	0		0

Avant de terminer ce paragraphe, insistons encore sur un fait intéressant : la plus ou moins grande résistance à l'asphyxie des différentes espèces est sans rapport avec leur parenté systématique. Par exemple, *Moina brachiata* se rapproche davantage de *Daphnia pulex* que *Daphnia longispina* ; il y a des différences considérables entre deux *Ceriodaphnia* telles que *megops* et *rotunda*, tandis que *Sida* et *Eurycercus* manifestent des exigences comparables, etc.

Différence de résistance entre souches d'une même espèce.

Au cours de l'exposé des essais préliminaires, j'ai cité des cas où deux lots de *Daphnies* de la même espèce, de provenance différente, ne sont pas également résistants à l'asphyxie. Dans les présentes expériences apparaissent d'autres exemples de phénomènes de ce genre.

Les résultats concernant *Simocephalus vetulus* montrent une résistance différente suivant que les individus utilisés viennent directement de l'Etang des Ecrevisses, de la Sablière de Greffiers ou encore d'un élevage.

De même, *Daphnia longispina* provenant directement du Trou aux Loups est toujours plus sensible à l'abaissement de la teneur en oxygène que les individus pris dans un élevage. Serait-ce une question de races physiologiques réagissant différemment? Il se peut fort bien, il est même vraisemblable qu'une partie des différences de cet ordre constatées dans la nature relève en effet de cette explication. Celle-ci peut être admise pour expliquer les différences constatées entre *Simocephalus* provenant de l'Etang et de la Sablière. Mais il n'en est pas de même pour les différences observées entre les animaux récoltés dans une station naturelle et ceux de la même espèce provenant de mes élevages; en effet, la souche de mon élevage de *Daphnia longispina* provenait du Trou aux Loups; de même, la lignée de *Simocephalus vetulus* élevée au Laboratoire avait pour origine une ♀ parthénogénétique venant de l'Etang des Ecrevisses; enfin l'élevage de *Daphnia pulex*, entretenu depuis plus longtemps que les autres, avait été obtenu d'une manière analogue à partir de ♀ provenant d'une récolte à la Mare de l'Eglise à Greffiers. En se reportant aux tableaux, on voit ainsi que, pour chaque espèce, lorsqu'on mettait en expérience des lots récoltés directement et des lots pris dans les élevages, les animaux appartenaient en réalité à des branches d'une même souche originelle, branches dont la séparation, au moins en ce qui concerne *Daphnia longispina* et *Simocephalus vetulus*, était même extrêmement récente (l'élevage durait dans un cas depuis deux mois, dans l'autre depuis cinquante jours); ces élevages étaient entretenus sur milieu au crottin de cheval très dilué.

Le fait que, dans les trois cas, les animaux du laboratoire se soient constamment montrés plus résistants que ceux de la même espèce

récoltés dans les stations naturelles est évidemment remarquable. S'agit-il d'une adaptation? Autrement dit, dans mes récipients d'élevage, les conditions d'oxygénation étaient-elles moins favorables que dans les stations naturelles correspondantes? J'ai fait de nombreux dosages dans les cristallisoirs largement découverts où j'élève les Cladocères considérés. Le milieu est constitué par des infusions extrêmement diluées et fréquemment renouvelées, comme il convient si l'on veut que les élevages prospèrent. On constate dans ces conditions des teneurs en oxygène ne descendant jamais au-dessous de 2 centimètres cubes par litre. On a vu, par exemple, que dans la Mare de l'Eglise à Greffiers, chaude et extrêmement polluée, l'oxygène se raréfie bien davantage durant les nuits d'été; la teneur tombe près du bord, au-dessus de la vase, à des traces au moment du lever du soleil, précisément à l'heure où *Daphnia pulex* est attirée en foule vers ce point par son phototropisme; dans la masse même de l'eau de la mare, la teneur en oxygène est fréquemment encore inférieure à 1 centimètre cube par litre. On peut donc conclure que les conditions respiratoires étaient meilleures dans mes élevages que dans les stations naturelles.

Quelle autre conséquence peut donc avoir l'élevage, qui puisse agir dans le même sens et si rapidement sur tous les Cladocères? Les conditions de nutrition interviennent probablement. Mais j'ai retenu comme une autre conséquence très générale de l'élevage *une plus grande propreté des téguments*, la disparition des micro-organismes ectoparasites et commensaux externes. Or les espèces envisagées, dans leurs stations naturelles respectives, sont, on l'a vu, presque constamment parasitées. J'ai noté dans l'exposé de la première série d'expériences comment la présence d'ectoparasites sur les appendices thoraciques diminuait la résistance à l'asphyxie chez *Daphnia pulex* de la Mare de l'Eglise. J'ai observé un cas analogue avec *Daphnia longispina*; dans l'expérience I figurant au tableau XV, on voit que 5 sur 10 des individus de cette espèce récoltés au Trou aux Loups sont morts et que 3 ont subi un choc temporaire, alors que, parmi les individus de la même espèce provenant de l'élevage, un seul a succombé et un autre seulement a présenté quelques troubles disparaissant rapidement. Or les individus morts du premier lot étaient couverts de Vorticelles, tant sur la carapace que sur les appendices. Dans ce cas, comme dans celui de *Daphnia pulex*, il semble qu'on puisse expliquer au

moins en partie la diminution de la résistance par la gêne mécanique apportée aux mouvements des appendices assurant le renouvellement de l'eau autour des épipodites branchiales. Mais j'ai observé d'autres cas où les ectoparasites et commensaux n'étaient pas en quantité suffisante pour provoquer une telle gêne, et cependant les *Daphnies* qui les portaient manifestaient une plus grande sensibilité à l'asphyxie que leurs semblables ayant des téguments indemnes. Il y a lieu de se demander si les ectoparasites et les commensaux, par le simple fait de leur fixation en masse sur des zones tégumentaires servant aux échanges respiratoires ne diminuent pas de façon appréciable la perméabilité de ces zones. Enfin, j'ai pu observer une diminution de la résistance à l'asphyxie chez des *Daphnies* dont les téguments agglutinent des particules organiques ou inorganiques et fixent aisément, par exemple, des grains de carmin : tout se passe donc comme si un certain état de la surface, grâce auquel certains Cladocères se salissent plus facilement, correspondait également à une diminution de la perméabilité des téguments et il y a certainement là un point sur lequel il conviendra de continuer les recherches.

C. — Comparaison des résultats expérimentaux et des observations dans la nature.

En dehors de la température, d'autres conditions physico-chimiques du milieu peuvent certainement intervenir pour modifier en quelque mesure la résistance à l'asphyxie des animaux aquatiques ⁽¹⁾. D'ailleurs, l'existence de différences entre les diverses souches d'une même espèce, que ces différences soient dues à l'état physiologique des animaux ou simplement à la présence d'ectoparasites à la surface des téguments, montre qu'il ne saurait être question de fixer pour chaque Cladocère une « valeur-limite » de la teneur en oxygène compatible avec sa vie dans toutes les conditions naturelles.

Ce qui frappe cependant, c'est que de nombreuses particularités de la répartition des Cladocères dans les principaux types de sta-

(1) On a constaté, par exemple, une augmentation de la résistance à l'asphyxie chez des embryons de poissons du fait de la présence de certains sucres dans le milieu.

tions étudiés sont remarquablement en accord avec les différences de résistance constatées au cours des expériences précédentes. Ce sont donc ces différences, considérées en ampleur et en signe, plutôt que la valeur absolue des chiffres fournis par les dosages, qu'il convient de retenir et de comparer aux résultats des observations dans la nature. Je rappellerai en terminant quelques-unes de ces observations, en essayant de les interpréter à la lumière des faits expérimentaux exposés ci-dessus.

Les stations où l'on peut observer, à certains moments, des teneurs en oxygène inférieures à $0\text{ cm}^3/4$ ou $0\text{ cm}^3/5$ par litre ne sont pas rares dans les eaux stagnantes; d'une façon générale, elles appartiennent à l'une des catégories suivantes :

- a) zones profondes de certains lacs ;
- b) tourbières du type « Hochmoore » ;
- c) ceinture végétale de petits étangs et, en particulier, zones recouvertes de *Lemna* ;

d) petites mares de village très polluées ou riches en végétaux.

La première de ces catégories n'est pas envisagée ici. La teneur en oxygène peut, comme l'on sait, tomber très bas dans les « Hochmoore » qui ont fait l'objet de si nombreuses recherches. Les tourbières dans lesquelles j'ai eu l'occasion de faire des dosages n'appartenaient pas à ce type. Cependant, j'ai observé souvent, dans des eaux tourbeuses, des teneurs en oxygène inférieures à 1 centimètre cube par litre. Ainsi l'absence d'*Eurycercus lamellatus* et de *Daphnia longispina* dans certaines catégories de tourbières peut s'expliquer par les conditions d'oxygénation comme je l'ai mentionné précédemment. Encore convient-il de noter que pour cette dernière espèce il existe apparemment d'importantes différences de résistance selon les variétés, si l'on en juge par le fait que certains auteurs (BIRGE and JUDAY, 1911) ont signalé la présence de formes pélagiques de cette *Daphnie* dans des stations naturelles où la teneur en oxygène descend jusqu'à $0\text{ cm}^3/2$ par litre.

Remarquons encore que j'ai observé une propreté très générale des téguments chez les Cladocères provenant des stations tourbeuses, aussi bien dans les Pyrénées qu'à Besse-en-Chandesse. Il en résulte qu'une espèce déterminée doit pouvoir se maintenir dans ces milieux en présence de teneurs en oxygène qui lui seraient défavorables dans une mare polluée de village, où pullulent d'ordinaire des ectoparasites.

Mares stagnantes très polluées et sans végétation supérieure.

Ces stations sont habitées uniquement, en été, par des espèces qui manifestent une grande résistance à l'asphyxie, par exemple *Daphnia magna*, *Daphnia pulex* ou *Moina brachiata*. Cependant, durant les périodes très chaudes, la teneur en oxygène peut tomber assez bas pour rendre le milieu défavorable à ces Cladocères eux-mêmes. La disparition brusque ou les fortes hécatombes de *Daphnia pulex* et de *Moina brachiata* observées pendant certaines nuits d'été, imposaient à l'esprit, on l'a vu, l'hypothèse d'une asphyxie massive. La comparaison des résultats expérimentaux et des données d'observation transforme cette hypothèse en certitude. On doit retenir, en particulier, que les minima de la teneur en oxygène coïncident généralement dans ces stations avec le plus grand développement du parasitisme, ce qui augmente énormément les chances d'hécatombe pour les Cladocères. Selon le développement et la nature des parasites et des commensaux, selon les souches ou les races locales, ce sera tantôt *Moina brachiata*, tantôt *Daphnia pulex* qui, d'après les résultats expérimentaux, souffrira davantage et cela concorde bien avec les observations dans la nature précédemment exposées.

En l'absence de plantes ou d'objets émergeants, *Simocephalus vetulus* ne peut se fixer dans ces mares que sur le fond et l'on comprend qu'il y trouve, en été, de mauvaises conditions respiratoires. En hiver, au contraire, on le récolte fréquemment près du bord, dans des régions peu profondes où il se maintient jusqu'au printemps. S'il existe en un point quelconque de la station quelques objets flottants, *Simocephalus vetulus* pourra même se maintenir toute l'année, accroché ainsi au voisinage de la surface.

On pourrait s'attendre à récolter également dans des stations de ce genre, *Ceriodaphnia rotunda* en raison de sa grande résistance à l'asphyxie, révélée par l'expérience. Mais on a vu que la présence de cette espèce paraît liée avant tout à celle de certains débris végétaux, selon un déterminisme restant à élucider.

Stations moins polluées avec abondante végétation aquatique.

Dans ces stations, où la teneur en oxygène peut également être très faible le matin au voisinage du fond, on rencontre encore les espèces les plus résistantes. Mais on remarque en outre souvent

la présence de *Chydorus sphaericus* et de *Simocephalus vetulus*, apparaissant généralement vers la fin de l'automne, quand l'eau est devenue moins trouble et que la teneur en oxygène ne s'abaisse plus autant le matin. Ces deux espèces se multiplient abondamment et se maintiennent dans ces stations jusque vers la fin du printemps. Dans certains cas même, elles peuvent être présentes toute l'année et ce fait est en relation manifeste avec certaines conditions locales, telles que l'existence d'une zone un peu plus abritée ou encore l'abondance de la végétation aquatique. Ces constatations peuvent être directement reliées aux exigences respiratoires des deux Cladocères considérés. Vivant au voisinage du fond, *Chydorus sphaericus* ne saurait exister dans ces stations que s'il peut y trouver une teneur en oxygène satisfaisant ses besoins relativement grands. Or les recoins abrités remplissent plus fréquemment, en été, cette condition. Quant à *Simocephalus vetulus*, il se maintient en été dans les touffes de plantes où il se fixe à des niveaux différents selon les moments de la journée.

*Stations peu ou pas polluées avec plantes à tiges
ou feuilles dressées.*

Qu'il s'agisse de petites mares ou de rivages d'étangs, *Simocephalus vetulus* pullule d'ordinaire dans des stations de ce genre. Les déplacements verticaux qu'il y effectue, en relation avec les variations de la teneur en oxygène, s'expliquent amplement par la relative sensibilité à l'asphyxie de ce Cladocère révélée par les résultats expérimentaux.

Chydorus sphaericus habite très souvent les mêmes stations et sa répartition y dépend plus étroitement encore des conditions d'oxygénation près de la vase.

Eurycercus lamellatus est nettement confiné dans les zones bien oxygénées : plages de très faible profondeur parsemées de touffes de plantes à assimilation chlorophyllienne très active, telles que Algues vertes filamenteuses, Potamogeton, Elodée du Canada. Cela concorde avec les résultats expérimentaux qui classent cette espèce parmi les Cladocères les plus sensibles à l'asphyxie.

Sida crystallina, espèce également très sensible, séjourne le plus souvent en surface, fixée aux feuilles de nénuphars ou aux tiges de roseaux. Quand je l'ai observée sur le fond, c'était posée sur des

graviers bien propres, exempts de vase et en des points où la couche d'eau n'avait pas plus de 5 centimètres d'épaisseur.

*Mares peu ou pas polluées à surface envahie
par les Lentilles d'eau.*

Le fait que dans ces stations, où la vase du fond est souvent exempte d'oxygène, *Simocephalus vetulus* soit toujours en surface, fixé aux *Lemna*, concorde encore avec la relative sensibilité de cette espèce à l'asphyxie.

Je n'ai trouvé *Chydorus sphaericus* dans des stations de cette sorte qu'aux endroits où la couche d'eau était extrêmement mince, ou encore lorsqu'elle était régulièrement renouvelée. Par contre à la surface de la vase noire privée d'oxygène, on récolte de façon presque constante *Ceriodaphnia rotunda*, qui trouve là son habitat le plus caractéristique. Pour rappeler un exemple concret, la répartition différente de cette espèce et de *Chydorus* dans l'herbier à *Lemna* de la Mare La Cave (voir p. 207) s'explique maintenant très bien par ce que l'expérience révèle relativement à la grande différence de leurs exigences respiratoires.

Dans ces mêmes mares à *Lemna*, *Ceriodaphnia reticulata* est également fréquente mais seulement en pleine eau. Classée par les données expérimentales dans une catégorie à exigences moyennes, cette espèce abonde couramment en dehors de zones de végétation ou parmi des plantes à assimilation assez peu active, au voisinage d'amas de brindilles, d'écorce, et d'une façon générale de débris végétaux dans un état de décomposition encore peu avancée.

Sur des débris analogues, mais plus réducteurs, on récolte *Macrothrix laticornis* et *Leydigia Leydigii* qui, d'après les expériences, appartiennent au groupe des Cladocères les plus résistants.

Dans l'eau libre de ces mêmes stations, à quelque distance du rivage, on trouve encore *Daphnia longispina* var. *typica* et *litoralis*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Ceriodaphnia megops*, *Bosmina longirostris* et *Diaphanosoma brachyurum*. Toutes ces formes, et surtout les dernières, sont relativement exigeantes vis-à-vis de la teneur en oxygène et cela coïncide avec le fait qu'on ne les rencontre pas dans les petites plaques stagnantes très polluées ou dans les zones recouvertes de *Lemna*. A plusieurs reprises j'ai observé, par exemple, l'apparition de *Ceriodaphnia megops* dans des étangs

que l'on vient de nettoyer et où la masse d'eau se trouve ainsi mieux oxygénée ; c'était le cas notamment à l'Étang de Saint-Cucufa, en été 1935, et dans quelques petits étangs du sud de la Brenne en 1934. Avant l'enlèvement de la vase c'était *Ceriodaphnia pulchella* qui existait en abondance. Or il apparaît, d'après des résultats expérimentaux assez peu nombreux, mais nets, que cette dernière espèce ou du moins la souche que j'ai étudiée (provenant de l'Étang d'Ursine) est moins sensible à l'asphyxie que *Ceriodaphnia megops*. Expérience et observation sont donc, là aussi, d'accord.

Ruisselets, fossés à renouvellement intermittent.

L'une des principales caractéristiques de ces stations est que la teneur en oxygène n'y atteint que très rarement des valeurs extrêmement basses. Aussi les formes ayant les plus grands besoins au point de vue de l'oxygène dissous dominent-elles dans ce genre de stations. Je rappellerai seulement à ce sujet les remarques faites à différentes reprises au cours du travail et concernant l'existence fréquente d'*Eurycercus lamellatus*, en grande abondance et très florissant, dans des déversoirs d'étangs ou dans des mares alimentées par des sources. *Sida crystallina* habite aussi très souvent ces mêmes eaux ainsi que *Simocephalus vetulus*, *Chydorus sphaericus*, *Peracantha truncata*, *Alona affinis* et d'autre *Chydoridæ* dont je n'ai pas étudié expérimentalement jusqu'à maintenant les exigences au point de vue respiratoire.

L'évolution de la faune dans les fossés de drainage est d'un grand intérêt pour l'étude qui nous occupe. Pendant les longues périodes de pluie, l'eau se renouvelle d'une façon marquée dans ces fossés et l'on voit les formes ci-dessus y prendre un grand développement, avec un pullulement tout particulier de *Chydorus sphaericus*. Puis, lorsque cesse le renouvellement et que de petites flaques stagnantes, où les fermentations deviennent très actives, s'individualisent sur le parcours des fossés, on voit toute cette faune disparaître progressivement y compris *Chydorus sphaericus*. La distribution très sporadique de cette dernière forme, si peu sensible à un grand nombre d'autres conditions du milieu, telles que température, pH, etc. s'explique à mon sens en grande partie par des exigences respiratoires qui sont relativement grandes pour

un organisme condamné par son mode de vie à demeurer le plus souvent près du fond ou parmi les plantes.

D. — Considérations générales.

Je terminerai ce chapitre par quelques considérations de caractère très général.

En ce qui concerne l'influence du facteur oxygène dissous sur la répartition des Cladocères dans la région pélagique des lacs, les opinions divergent. Les auteurs récents tendent toutefois, d'une façon générale, à accorder à ce facteur une importance plus grande que les anciens. Nous avons vu que BIRGE et JUDAY (1911), ayant constaté l'absence de certains Cladocères planctoniques dans les zones contenant moins de $0\text{ cm}^3\text{ 3}$ ou $0\text{ cm}^3\text{ 5}$ d'oxygène par litre, considèrent cependant que dans les lacs le facteur oxygénation ne doit jouer qu'un rôle secondaire dans la répartition verticale du plancton. En effet, les formes les plus sensibles à l'appauvrissement en oxygène restent localisées au-dessus de la thermocline même dans des lacs où l'oxygène est encore abondant beaucoup plus bas. WAGLER (1923), dans des stations moins étendues mais ayant cependant encore au minimum plusieurs hectares, conclut d'une manière analogue en ce qui concerne la répartition de *Daphnia cucullata*; il estime que cette espèce trouve toujours une teneur en oxygène suffisante pour ses besoins dans la zone pélagique où elle se tient normalement.

Cependant WOLTERECK (1932) observe que *Daphnia pulex parapulex* des lacs américains se trouve en général dans le métalimnion, parce que l'hypolimnion est trop pauvre en oxygène : en effet, quand la quantité d'oxygène augmente, cette *Daphnie* descend dans l'hypolimnion. Le facteur oxygénation exerce donc dans cette zone une influence certaine sur la répartition des Cladocères. De même AURICH (1933) conclut à une très grande importance de la teneur en oxygène pour la répartition verticale du zooplancton lacustre et notamment des Cladocères (voir ci-dessus p. 209).

D'après les faits exposés dans ce chapitre, il apparaît en tout cas que, dans les régions littorales des étangs, les petites mares, bassins, flaques et fossés, la teneur du milieu en oxygène dissous joue d'une façon très générale un rôle de première importance

dans le déterminisme de la répartition des Cladocères : des migrations diurnes, d'amples variations saisonnières concernant la dispersion de diverses formes eurythermes, enfin la disparition brusque de certaines autres espèces s'expliquent certainement par l'influence de ce facteur.

Son importance particulière dans ce genre de stations est due à deux raisons : 1° des teneurs en oxygène dissous susceptibles d'être directement mortelles pour beaucoup de Cladocères se rencontrent fréquemment dans ces différents types d'eaux ; 2° le développement du parasitisme, beaucoup plus fréquent et plus intense ici que dans les régions pelagiques des lacs, contribue encore à rendre plus dangereuses pour les Cladocères ces basses teneurs en oxygène. L'étude détaillée de ces phénomènes, étude seulement amorcée dans les pages qui précèdent peut certainement apporter une contribution essentielle à la solution d'un grand nombre de problèmes écologiques posés par la répartition des Cladocères dans les différents types de stations de petites dimensions.

CONCLUSIONS

« Les résultats de cette étude sont assez difficiles à dégager, attendu qu'il s'agit d'une quantité de faits isolés et que, de leur ensemble assez hétéroclite, il est malaisé de tirer des conclusions générales.

...Il est quelque peu décourageant de constater la minime somme de résultats d'ensemble, de conclusions précises que fournit l'étude du plancton, si instructive dans ses particularités ».

Ces conclusions de VIRIEUX (1916), je serais assez tenté de les faire miennes, à la fin de ce travail. Depuis l'époque où cet auteur effectuait ses observations dans les lacs du Jura central, nos moyens d'investigation se sont, certes, perfectionnés, ouvrant à la limnologie des perspectives nouvelles. Mais malgré de récents essais de synthèse, la nature même de ce genre de recherches fait qu'elles conduisent plutôt, actuellement encore, à des remarques de détail qu'à un ensemble coordonné de conclusions d'ordre général.

Des remarques de ce genre visant à rectifier ou à compléter les données relatives à tel ou tel problème posé par l'écologie d'espèces communes, voilà bien en effet ce que j'ai voulu apporter d'abord dans les pages qui précèdent, en cherchant constamment à confronter mes propres observations avec les indications éparses dans des publications variées, parmi l'immense bibliographie limnologique. Mais, j'ai essayé de dégager, en outre, du rapprochement de tous ces faits isolés, quelques données d'ensemble.

Je me bornerai à rappeler ici les observations exposées dans la première partie du travail et relatives à l'apparition chez les *Daphnies* d'éphippies plus ou moins complètement formées, non seulement en l'absence de fécondation, mais sans même qu'on observe de ponte d'œufs durables dans la chambre incubatrice.

Nous retiendrons également, parmi les remarques particulières, celles qui ont trait aux relations entre les conditions du milieu et les variations morphologiques chez quelques espèces, et notamment

à l'influence généralement admise de la température sur la forme et la taille des antennes de la première paire chez *Bosmina longirostris* ou de la corne frontale chez *Scapholeberis mucronata*. On a vu que j'ai observé, en hiver, des formes de la première espèce à antennules courtes et recourbées et que, d'autre part, j'ai récolté en même temps, toutes les variétés de la seconde, depuis la forme *fronte laevi* jusqu'à la forme *cornuta* très accusée. Si le facteur température intervient bien, comme cela semble certain malgré tout, il doit agir indirectement, en influençant d'autres conditions du milieu. Cette remarque a d'ailleurs une valeur très générale. C'est ainsi qu'on observe fort souvent, dans les stations naturelles, une apparente relation entre la longueur de l'épine postérieure de la carapace chez les *Daphnies* et le cycle des saisons. Or on a vu que j'ai constaté, dans une même souche de *Daphnia magna*, des variations considérables de la longueur de cette épine, selon que les animaux sont élevés (à la même température de 18°-19°) dans un milieu de valeur médiocre ou dans un milieu synthétique très favorable et riche en nourriture. La température doit donc intervenir dans la nature en influençant les conditions nutritives. Un tel mode d'action indirecte se révèle d'ailleurs tout à fait fréquent lorsqu'on étudie l'influence des facteurs physico-chimiques les plus divers.

L'un des buts généraux de ce travail était précisément de rassembler quelques éléments d'appréciation touchant le problème si débattu des relations entre la répartition des organismes du zooplancton et les conditions chimiques du milieu. Je crois avoir apporté les exemples les plus variés de faits écologiques mettant bien en évidence des relations de ce genre. Non seulement il est hors de doute que ces relations existent, mais il apparaît que certaines d'entre elles sont tout à fait fondamentales, de sorte qu'on peut se demander comment elles ont pu être si longtemps contestées ou même complètement méconnues. Cela tient surtout, semble-t-il, d'une part à l'insuffisance des techniques dont on disposait, d'autre part à une conception trop étroite de la notion d'influence d'un facteur écologique.

Point n'est besoin d'insister sur le rôle essentiel des récents progrès techniques en limnobiologie. Il suffit de rappeler que les facteurs chimiques les plus importants n'ont pu faire l'objet de mesures précises que depuis la mise au point de certains procédés de dosage à la fois très sensibles et adaptés à la pratique courante.

A ce sujet, la réalisation des méthodes colorimétriques utilisées actuellement pour le dosage des combinaisons du phosphore et de l'azote, ainsi que les perfectionnements permettant une approximation plus grande dans le dosage des gaz dissous, ont eu incontestablement une importance particulière. J'ai utilisé ces techniques sans les modifier de façon appréciable, sauf que j'ai cherché à réaliser un appareillage présentant le minimum d'encombrement, pouvant être aisément transporté et permettant d'effectuer sur place, dans des stations éloignées de tout laboratoire, les mesures les plus importantes (température pH, dureté, teneur des eaux en phosphore et en azote, en oxygène et en acide carbonique).

Mais j'ai surtout essayé d'apporter une contribution effective à des techniques concernant l'élevage et l'expérimentation au laboratoire. Dans cet ordre d'idées, le problème fondamental est celui de la réalisation d'élevages dans des conditions définies. Pour parvenir à ce but et en m'inspirant à la fois des méthodes de deux écoles distinctes de chercheurs, j'ai essayé d'unir les précautions bactériologiques aux précautions d'ordre purement chimique pour réaliser des élevages dans des milieux synthétiques stérilisés, fréquemment renouvelés, avec une nourriture également aseptique, les souches étant elles-mêmes séparées par une longue série de lavages en milieu stérile ayant pour but d'éliminer à la fois les impuretés chimiques et les bactéries du milieu d'origine. J'ai fourni différentes formules pour la composition de tels milieux synthétiques, en rappelant celle qui a déjà été utilisée par Passowicz. Retenons que de nombreuses variantes sont certainement concevables, du moins pour l'élevage des formes les plus robustes (*Daphnia pulex*, *Daphnia magna*, *Moina brachiata*, *Simocephalus vetulus*) à la condition de rester dans les limites de concentration totale déterminées. Cette condition fondamentale étant respectée, l'expérience montre que la réussite des élevages est liée essentiellement au choix d'une nourriture appropriée et aux précautions tendant à éviter la contamination par des microorganismes parasites ou par des bactéries provoquant la putréfaction du milieu.

Les animaux obtenus ainsi par élevage ont été utilisés pour diverses expériences relatives au mécanisme de filtration de la nourriture et aux besoins en oxygène chez des espèces communes. Les résultats des expériences sont toujours beaucoup plus constants avec ces animaux qu'avec les exemplaires des mêmes Cladocères

récoltés directement dans les stations naturelles ; cela m'a permis notamment de constater le rôle très important de l'état des téguments au niveau des pièces filtrantes ou des appendices branchiaux. Seule la technique des élevages en milieu synthétique et celle des lavages prolongés en milieu stérile, utilisées systématiquement, pouvaient permettre d'apercevoir avec netteté des phénomènes de ce genre. Ces techniques doivent être à la base de toute étude expérimentale relative à la physiologie des Cladocères.

Si importants soient-ils par eux-mêmes, les progrès techniques ont besoin, pour porter tous leurs fruits, d'une évolution concomitante des idées : l'élargissement de certaines notions était indispensable de son côté au développement des études écologiques en limnologie.

Par « influence d'un facteur du milieu » la plupart des auteurs entendirent essentiellement, pendant longtemps, une influence *directe*. Une telle conception conduisait forcément à méconnaître les aspects les plus importants de l'influence de certaines conditions physico-chimiques. Elle conduisait en même temps à séparer artificiellement, au point de les opposer parfois, les facteurs physico-chimiques et les facteurs cœnobiotiques, comme s'il s'agissait de données indépendantes, alors que ces deux catégories de facteurs sont très évidemment liées par les interactions les plus étroites. Mais au fur et à mesure qu'apparurent plus clairement, grâce à de vastes efforts de synthèse, les lois fondamentales de la « production biologique » dans les eaux, la nature et l'importance de ces interactions se précisèrent, et la notion d'influence des facteurs physico-chimiques dut être envisagée sous un angle plus large. La hiérarchisation de ces facteurs en primaires et secondaires atteste l'évolution des idées dans ce sens, puisqu'elle signifie que certaines conditions sont apparues comme fondamentales et susceptibles d'influencer les variations des autres ; il en résulte qu'on ne doit pas se borner à envisager leur influence directe, souvent la moins importante, si l'on veut se faire une idée vraiment complète de leur rôle. Il n'est dès lors plus possible de méconnaître le rôle fondamental de certaines conditions chimiques du milieu sur l'ensemble des phénomènes de la vie du zooplancton. J'ai essayé de fournir des exemples variés de telles influences. Je les rappellerai brièvement.

Un premier ensemble de faits s'imposant à l'observateur est la localisation habituelle de certaines formes (*Acantholeberis*, *Streblocerus*, etc.), dans des stations à réaction acide ou à réaction alcaline (*Moina*, plusieurs *Daphnia*), ou encore à pH voisin de la neutralité (*Holopedium gibberum*). De telles localisations sont peut-être dans certains cas réellement dues à l'influence directe du pH. Cependant il est hors de doute que, le plus souvent, le facteur déterminant n'est pas le pH lui-même, mais bien quelque autre condition, liée aux variations du pH et susceptible d'influencer, par exemple, l'absorption de la nourriture ou les phénomènes respiratoires chez les espèces considérées.

La teneur en sels de calcium et de magnésium paraît, d'autre part, agir directement sur la répartition de quelques espèces et l'on a même considéré que le second de ces éléments présentait vis-à-vis de nombreux Cladocères une toxicité particulière. Il semble que cette toxicité ait été fortement exagérée; d'après mes observations, elle ne saurait entrer en ligne de compte que dans des cas très particuliers. Mais, en revanche, on peut à coup sûr envisager ici encore une influence indirecte liée à l'importance de certaines combinaisons des deux alcalino-terreux pour le développement d'organismes du phytoplancton utilisables par les Cladocères.

L'influence du facteur « matières organiques » nous a retenu plus longuement. Elle est en effet particulièrement décisive pour la répartition de la grande majorité des Cladocères et elle se manifeste sous des formes très diverses. On pense d'abord, bien entendu, à un rôle direct, nutritif, puisque l'on a depuis longtemps admis l'utilisation par les Entomostracés filtrateurs des particules organiques en suspension dans l'eau. L'analyse des faits observés conduit cependant à considérer que cette utilisation directe n'a pas, même pour beaucoup d'espèces caractéristiques des petites flaques, une importance écologique aussi grande qu'on pourrait le croire si l'on s'en tenait à l'opinion de certains auteurs comme E. NAUMANN. De même, le rôle principal des Bactéries, au point de vue de l'écologie des Cladocères, semble moins lié à leur plus ou moins grande valeur nutritive qu'à leur activité dans le milieu, consommation d'oxygène en particulier, et à des phénomènes de parasitisme. L'étude du rôle de la « pollution » des stations conduit donc principalement à l'examen d'influences indirectes, en rapport avec la nature des fermentations que peuvent subir les substances orga-

niques introduites, ainsi qu'avec la structure physique, la grosseur et la forme des particules mises en suspension dans le milieu. La plupart des problèmes ainsi soulevés se ramènent à l'examen du mécanisme de la filtration de la nourriture, du coefficient d'utilisation des substances ingérées et des phénomènes respiratoires. Aussi ces points ont-ils été particulièrement développés.

L'observation et l'expérimentation ont permis de mettre en évidence : 1° le mécanisme et les conséquences de l'engorgement de l'appareil filtrant ; 2° l'influence écologique de la fixation massive de divers microorganismes, ectoparasites ou commensaux, sur les appendices thoraciques, le bord ventral des valves et le postabdomen des Cladocères ; 3° le rôle décisif de Flagellés délicats tels qu'*Euglena*, *Chlamydomonas*, *Cryptomonas*, *Mallomonas* dans la nutrition de beaucoup de Cladocères communs dans les flaques et considérés généralement comme détritophages ; 4° l'utilisation, variable avec les espèces, d'autres formes du nannoplankton pourvues d'une coque ou d'une membrane assez résistante, telles que *Glenodinium*, *Trachelomonas*, *Lepocinclis* ou *Chlorella*.

Enfin, une étude détaillée a été consacrée à la question des exigences respiratoires des Cladocères et à l'influence de la teneur en oxygène sur la répartition de ces Entomostracés dans le domaine étudié. Alors que, dans les lacs, la teneur en oxygène dissous ne semble influencer la répartition des Cladocères que dans des zones assez limitées, ce même facteur prend dans les mares, les flaques et les petits étangs une importance toute particulière. Dans cette catégorie de stations, en effet, on peut observer constamment des variations rapides et considérables de la teneur en oxygène. Or, les Cladocères qui y habitent peuvent être classés expérimentalement, d'après leurs besoins en oxygène, en catégories très tranchées, depuis les formes très exigeantes comme *Sida crystallina* jusqu'à celles qui peuvent sans aucun doute, comme *Ceriodaphnia rotunda* et *Daphnia magna*, vivre dans des eaux ne contenant plus d'oxygène libre décelable. Les différences ainsi observées sont sans rapport avec la parenté des formes au point de vue systématique ; elles peuvent être très grandes entre espèces d'un même genre et souvent encore très marquées entre variétés ou races locales de la même espèce. En dehors de ces différences spécifiques, d'autres peuvent apparaître, sous l'influence des conditions du milieu, telles que la pollution, l'extrême eutrophisation

allant de pair avec un développement massif d'ectoparasites ou de commensaux sur les appendices respiratoires. Ces derniers phénomènes prennent une importance particulière dans le domaine des petites flaques, les stations où l'on observe le maximum de développement du parasitisme étant précisément, en général, celles où la teneur en oxygène atteint les plus faibles valeurs, au moins à certaines heures du jour. J'ai cité de ces phénomènes maints exemples très nets. À mon avis la teneur du milieu en oxygène dissous constitue l'un des facteurs essentiels de la répartition des Cladocères dans le domaine étudié.

Ainsi, on peut dire d'une façon très générale que la répartition des Cladocères dépend étroitement, en dernière analyse, des facteurs physico-chimiques du milieu, agissant dans certains cas directement, mais souvent aussi de façon indirecte, en particulier en influençant les conditions de la *nutrition* et de la *respiration* de ces Entomostracés.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- AGAR (W. E.). — Parthenogenetic and sexual reproduction in *Simocephalus vetulus*. *Journ. Genet.*, III, 1914, p. 179.
- ALLEE (W. C.) et OESTING (R.). — A critical examination of Winkler's method for determining dissolved oxygen in respiration studies with aquatic animals. *Physiol. Zool.*, t. VII, 1934, pp. 509-541.
- ATKINS (W. R. G.). — The phosphate content of fresh and salt waters in its relationship to the growth of algal plankton. *J. of Mar. Biol. Ass.*, t. 13, 1923, pp. 119-150.
- ATKINS (W. R. G.) and HARRIS (G. T.). — Seasonal changes in the water and heleoplankton of freshwater ponds. *J. of Mar. Biol. Ass.*, 1925.
- AURICH (H.). — Das Zooplankton einiger Seen der Chiemgau. *Intern. Rev.*, Bd. XXIX, 1933, pp. 295-328.
- AURICH (H.). — Mitt. der Wallacea-Exped. WOLTERECK. — Mitt. XII, Bosminidae. *Zool. Anz.*, Bd. 108, 1934.
- BANTA (A. M.). — One hundred parthenog. generation of Daph. without sexual form. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, XI, 1914, pp. 180-182.
- BANTA (A. M.). — A sex intergrade strain of Cladocera. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, t. 14, 1916.
- BANTA (A. M.). — Control of male production in new and old parthenogenetic lines of a Daphnid (*Moina macrocopa*). *Anat. Rec.*, t. 26, 1923.
- BANTA (A. M.) and BROWN (L. A.). — Rate of metabolism and sex determination in Cladocera. *Proc. Soc. Exper. Biol. Med.*, t. 22, 1924, pp. 77-79.
- BANTA (A. M.). — The relation between previous sexual reproduction and the production of male offspring in *Moina macrocopa*. *Amer. Nat.*, t. 59, 1925, pp. 60 à 61.
- BANTA (A. M.) and BROWN (L. A.). — Rate of metabolism and sex determination in Cladocera. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, XXII, 1925, pp. 77-79.
- BANTA (A. M.) and BROWN (L. A.). — Sex Control in Daphnid. *Science*, LXVIII, 1928, p. 649.
- BANTA (A. M.) and STUART (C. A.). — Quantity of food as a factor in the sex control in Cladocera. *Anat. Rec.*, 44, 1929, p. 210.
- BANTA (A. M.) and BROWN (L. A.). — Control of sex in Cladocera. *Proc. Nat. Ac. Sc.*, t. 15, 1929 a, pp. 71-81.
- BANTA (A. M.) and BROWN (L. A.). — Control of sex in Cladocera. *Physiol. Zool.*, t. 2, 1929 b, pp. 80-92 et pp. 93-98.
- BANTA (A. M.) and BROWN (L. A.). — Relation between the rate of the mother's development and the sex of her young. *Physiol. Zoöl.*, t. II, 1929 c, pp. 302-308.
- BANTA (A. M.) and BROWN (L. A.). — Experimentally accelerated development of mothers and sex young; mammalian endocrin substances without specific effect on Cladocera. *Physiol. Zoöl.*, t. II, 1929 d, pp. 309-321.
- BANTA (A. M.). — Further observations on control of sex with Cladocera. *Proc. of the 2^e intern. Congress for sex research.*, pp. 211-220, 1930.

- BANTA (A. M.) and BROWN (L. A.). — Control of sex in Cladocera by treatment with drugs. *Physiol. Zoöl.*, t. III, 1930, pp. 48-55.
- BANTA (A. M.) and BROWN (L. A.). — Factors involved in male production by crowded *Moina macrocopa* mothers. *Proc. Soc. Exper. Biol. Med.*, t. 28, 1931, pp. 820-822.
- BANTA (A. M.) and BROWN (L. A.). — Sex Control in Cladocera. *Physiol. Zoöl.*, V, 1932, pp. 218-229.
- BANTA (A. M.) and STUART (C. A.). — The critical period for control of sex in *Moina*. *Proc. Soc. Exper. Biol. Med.*, t. 29, 1932, pp. 1253-1255.
- BANTA (A. M.) and BROWN (L. A.). — Control of sex in Cladocera and crowding as factor of male production. *Physiol. Zoöl.*, VIII, 1935, pp. 138-155.
- BANTA (A. M.). — Population density as related to sex ratio and to evolution in Cladocera. *Amer. Nat.*, t. 71, 1937, pp. 34-49.
- BAUDIN (L.). — Recherches sur les phénomènes respiratoires chez *Nebalia geoffroyi*. *Mémoires de la Société vaudoise des Sciences Naturelles*, Lausanne, n° 16, vol. 3, 1929.
- BEKLEMICHEV (V.) et BASSKINA-ZAKOLODKINA (V.). — Bases expérimentales de l'écologie des mers intérieures. *Bull. Inst. Recherch. Perm*, VIII, 1933, pp. 361-375.
- BERG (Kaj) and KROGH (A.). — Ueber die chemische Zusammensetzung des Phytoplanktons aus dem Friederiksborg. Schlosssee und ihre Bedeutung für die Maxima der Cladoceren. *Intern. Rev. ges. Hydrob. und Hydrogr.*, t. 25, 1931.
- BERG (Kaj). — Studies on the genus *Daphnia* with especial reference to the mode of reproduction. *Videnskabelige meddelelser fra Dansk naturhistorisk Forening*, Bd. 92, 1931.
- BERG (Kaj). — Cyclic reproduction, sex determination and depression in the Cladocera. *Biol. Rev.*, vol. 9, n° 2, 1934.
- BERG (Kaj). — Depression in the Cladocera illustrated by the weight of the animals. *Arch. f. Hydrob.*, t. 29, 1936, p. 438.
- BERGER (K.). — Die Art *Daphnia longispina*. System. Darstellung auf Grund einer vergl. Formanalyse der haupts. zu dieser Art gez. Lokal-u. Habitusformen. *Inter. Rev.*, Bd. 30, H. 3-4, 1934.
- BERTHOULE (A.). — Les lacs d'Auvergne, 1890.
- BILLARD (G.). — La Daphnie (*D. pulex*) considérée comme réactif biologique de la toxicité des liquides humoraux. *C. R. Soc. Biol.*, t. 92, 1925, pp. 1352-1354.
- BILLARD (G.). — Daphnie et poisons neurotoxiques. *C. R. Soc. Biol.*, t. 94, 1926, p. 736.
- BIRGE (E. A.). — List of Crustacea Cladocera from Madison. *Trans. Wisconsin Acad. Sc. Ar. Let.*, vol. 8, 1892.
- BIRGE (E. A.). — Plancton studies on Lake Mendota. *Trans. Wisconsin Acad. Sc. Ar. Let.*, vol. 10 a, II, 1895-1897.
- BIRGE (E. A.). — The water Fleas (Cladocera). In WARD a. WHIPPLE « *Fresh-water Biology* », New-York, 1918.
- BIRGE (E. A.) and JUDAY (Ch.). — The inland Lakes of Wisconsin. The dissolved gases of the water and their biological significance. *Wisconsin Geol. Nat. Hist. Survey. Sc. serie n° 7*, bull. 12, 1911.
- BIRGE (E. A.) and JUDAY (Ch.). — A Limnological study of the Finger-Lakes of New-York. *Bull. Bur. Fischer.*, vol. 32, 1912, pp. 525-610.
- BIRGE (E. A.) and JUDAY (Ch.). — The Inland Lakes of Wisconsin. The Plankton. I-Its quantity and chemical composition. *Wisconsin. Geol. Nat. hist. Survey. Sc. ser. n° 13*, Bull. n° 64, 1922.

- BIRGE (E. A.) and JUDAY (Ch.). — Organic content of lake water. *Bull. Bur. Fisher.*, vol. 42, 1929.
- BOND (R. M.). — A culture method for *Daphnia*. *Science*, janvier 1934, p. 602.
- BRÉHM (V.). — Einführung in die Limnologie. *Biolog. Studienbücher*, Berlin, 1930.
- BRONSTEIN (Z. L.). — Sur l'élevage des Crustacés inférieurs. *Journal russe d'Hydrobiologie*, 1922 (en russe).
- BROWN (L. A.). — The natural history of Cladocera in relation to temperature. Distribution and the temperature limits for vital activities. *Amer. Nat.*, LXIII, 1929, pp. 248-264.
- BROWN (L. A.). — The natural history, etc... *Amer. Natur.*, LXIII, 1929, pp. 346-352.
- BROWN (L. A.). — The natural history, etc... *Amer. Nat.*, LXIII, 1929, pp. 443-454.
- BROWN (L. A.) and BANTA (A. M.). — Control of sex in Cladocera. Food and crowding as factors in male production. *Physiol. Zool.* VIII (2), 1935, pp. 138-155.
- BRUYANT (Ch.). — Premières recherches sur le Plancton des lacs d'Auvergne. *Rev. d'Auvergne*, 1900, p. 339.
- BRUYANT (Ch.) et EUSEBIO (J. B.). — Matériaux pour l'étude des lacs et rivières d'Auvergne. *Bull. hist. et scientif. de l'Auvergne*, n^{os} 6, 7, 8 et 9, 1903.
- BRZEK (G.). — Wioslarki (Cladocera) jeziora kierskiego. *Prace Kom. Mat.-Przyr. Pozn. Tow. Przyj. Nauk. Serja B. T.*, VII, 1925.
- BURCKHARDT (G.). — Faunistische u. systematische Studien über das Zooplankton der grösseren Seen der Schweiz und ihrer Grenzgebieten. *Rev. Suisse Zool.*, vol. VII, 1899.
- BURCKHARDT (G.). — Hypothesen und Beobachtungen über die Bedeutung der vertikalen Planktonwanderung. *Intern. Rev.*, Bd. III, 1910.
- CAULLERY (M.) et MESNIL (F.). — Recherches sur les Haplosporidies. *Arch. Zool. exp. et gén.*, série IV, n^o 3, 1905.
- CHAMBERS (R.). — The spermatogenesis of a Daphnid, *S. vetulus*. *Biol. Bull.*, 1913, p. 134.
- CHATTON (E.). — Revue des Parasites et Commensaux des Cladocères. *As. Fr. Av. d. Sc.*, 36^e session 1907.
- CHATTON (E.). — *Pansporella perplexa*. Amœbien à spores protégées parasite des Daphnies. *An. Sc. Nat.*, 1925.
- CHIPMAN (W. A.). — A new culture medium for Cladocerans. *Science*, 1934, p. 59.
- CHOUARD (P.). — Une région lacustre des Pyrénées Centrales : Orédon et le Massif de Néouvielle. *Bull. Soc. Nat. d'Accl.*, février-mars 1931.
- CHEVEY (P.). — Cladocères et Copépodes des Étangs de la Brenne. *Bull. Soc. Zool. France*, t. LII, n^o 1, 1927.
- CHLOPIN (G. W.). — Weitere Untersuchungen über die Methoden zur Bestimmung des im Wasser gelösten Sauerstoffs. *Arch. f. Hyg.*, Bd. 32, 1898, p. 294.
- CHLOPIN (G. W.). — Untersuchungen über die Genauigkeit des Winklerschen Verfahrens zur Bestimmung des im Wasser gelösten Sauerstoffs im Vergleich mit der gasometrischen Methode. *Arch. f. Hyg.*, 1896, Bd. 27, p. 18.
- DECKSBACH (N.). — *Holopedium gibberum* im europ. Teile d. U. S. S. R. u. a. d. Halbinsel Jahmal. *Arch. f. H.*, Bd. 18, 1928, p. 596.
- DECKSBACH (N.). — *Holopedium gibberum* im europ. Teil d. U. S. S. R. *Arch. f. H.*, Bd. 22, 1931.

- DEHN (M.). — Untersuchung über die Verdauung bei Daphnien. *Zeitschr. f. vergl. Physiol.*, Bd. 13, 1930, pp. 337-358.
- DEHORNE (L.). — Remarques sur l'éphippie des Cladocères (*D. longispina*). *C. R. Ac. Sc.*, 1924, 1^{er} semestre, p. 2278.
- DEJDAR (E.). — Ueber ein neues Sinnesorgan bei Phyllopoden dargestellt mit Hilfe elektiver Vitalfärbung. *Zeitschr. f. Morph. u. Oekol. d. Tiere*, Bd. 17, 1930.
- DEJDAR (E.) u. GICKLHORN (J.). — Neue Unters. zum Nachweis der Funktion des Nakkenschildes der Cladoceren als Atmungsorgan. *Zeitschr. f. Morph. u. Oekol. d. Tiere*, Bd. 26, 1932.
- DENIGÈS (G.), CHELLE (L.) et LABAT (A.). — Précis de Chimie Analytique. Maloine, Paris, 1930-1931.
- DESPAX (R.). — Recherches sur les facteurs de la distribution des organismes. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, t. LXI, 1927, pp. 126-141.
- DUSI (H.). — Recherches sur la culture et la nutrition d'*Euglena viridis* Ehrbg. *Arch. Zool. expér. et gén.*, t. LXXVIII, N. et R., 1936, p. 135.
- FRANKE (H.). — Der Fangapparat von *Chydorus sphaericus*. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, CXXV, 1925.
- FREIDENFELDT (T.). — Zur Kenntnis der Biologie von *Holopedium gibberum* Zadd. *Arch. f. H.*, Bd. 12, 4, 1920.
- FOREL (F. A.). — Le Léman, t. II et III. Lausanne, 1895 et 1904.
- GANDOLFI-HORNOLD u. ALMEROTH (H.). — Mitteil. über die Verteilung von *Daphnia hyalina* Leyd. im Genfersee. *Inter. Rev.*, Bd. 7, 1915.
- GAUTHIER (H.). — Recherches sur la Faune des Eaux continentales de l'Algérie et de la Tunisie. Alger, 1928.
- GELLIS (S. S.) and CLARKE (G. L.). — Organic matter in dissolved and in colloidal form as food for *Daphnia magna*. *Physiol. Zool.*, t. VIII, n° 2, 1935.
- GESSNER (F.). — Die Biologie der Moorseen. Unters. an den Moortalsperren des Isergebirges. *Arch. f. H.*, Bd. 20, 1929.
- GICKLHORN (J.). — Elektive Vitalfärbung. *Ergebn. d. Biol.*, Bd. 7, 1931.
- GRAF (H.). — Der Fangapparat von *Bosmina*. *Zeitschr. f. Morphol. u. Oekologie d. Tiere*, Bd. 19, 1930.
- GRAVIER (C.). — La ponte et l'incubation chez les Crustacés. *Ann. Sc. Nat. Zoologie*, 10^e série, t. XIV, 1931, pp. 304-418.
- GREEN (W. R.). — Studies in the life cycle of *S. vetulus*. *Biol. Bull.*, 1919.
- GRESE (B.). — Zur Biologie der kleinen periodischen Gewässer. *Russ. Hydrobiol. Zeitschr.* (russe, avec résumé en allemand), 8, 1929.
- GRESE (B.). — Einige Beobachtungen über die Variabilität der Endkrallen bei *Daphnia pulex* de Geer. *Intern. Rev. Biol. Suppl.*, Bd. 6, 1914.
- GROSVENOR and SMITH. — The life cycle of *Moina rectirostris*. *Q. J. Micr. Sc.*, vol. 58, 1914, p. 511.
- GROTE (A.). — Der Sauerstoffhaushalt der Seen. *Die Binnengewässer*, Bd. XIV, 1934.
- GRUBER (K.). — Bemerkungen zu den Varietäten von *Scapholeberis mucronata*. *Intern. Rev.*, Bd. 4, 1912.
- GRUBER (K.). — Studien an *Scapholeberis mucronata*. *Zeitschr. f. indukt. Abstamm.-u. Vererbungslehre*, Bd. 9, 1913.
- GRUBER (K.). — Beobachtungen an Lokalrassen der Cladoceren. *Intern. Rev.*, Bd. 11, H. 1-2, 1923.
- GUERNE (J. de). — Excursions zoologiques dans les îles de Fayal et de San Miguel (Açores). *Camp. Scient. du yacht moneg. l'Hirondelle*, 1887.

- GUERNE (J. de) et RICHARD (J.). — Sur la faune pélagique de quelques lacs des Hautes-Pyrénées. *Ass. fr. p. Av. d. Sc.*, 21^e session, 1892.
- HARNISCH (O.). — Studien zur Oekologie und Tiergeographie der Moore. *Zool. Jahrb. Abt. Syst.*, Bd. 51, 1925.
- HARNISCH (O.). — Die Biologie der Moore. *Die Binnengewässer*, Stuttgart, 1929, Bd. VII.
- HARTMANN (O.). — Ueber den Einfluss der chemischen Beschaffenheit des Mediums auf die Gestalt von *Bosmina longirostris* O. F. Müll. *Arch. f. Entw. mech. der Org.*, Bd. 42, 1916.
- HELLICH (B.). — Die Cladoceren Böhmens. Prag, 1877.
- HENSEN (V.). — Ueber die Bestimmung des Planktons oder des im Meere treibenden Materials an Pflanzen und Tieren. 5. *Ber. d. Komm. Wiss. Unters. d. deutschen Meere*, Kiel f. d. Jahr 1882-1886. Bd. 12-16, 1887.
- HIRSCH (E.). — Untersuchungen über die biologische Wirkung einiger Salze. *Zool. Jahrb.*, 1914.
- HUBAULT (Et.). — Contribution à l'étude des Invertébrés torrenticoles. *Bull. Biol. de Fr. et Belg.*, suppl. IX, 1927.
- HUBAULT (Et.). — Le lac de Lispach dans les Vosges. *Ann. École Nat. des Eaux et Forêts*, t. IV, fasc. 2, 1932, pp. 327-355.
- HUBAULT (Et.). — Le pH dans les lacs des Vosges. *Ass. Fr. p. Av. d. Sc.*, 1933, pp. 485-487.
- HUTCHINSON (G. Ev.). — On the chemical ecology of the Lake Tanganyka. *Science*, t. 71, 1930, p. 616.
- HUTCHINSON (G. Ev.), PICKFORD (G.) and SCHUURMAN (J.). — Contribution to the hydrobiology of pans and other inland waters of South-Africa. *Arch. f. H.*, Bd. 24, 1932, pp. 1-136.
- HUTCHINSON (G. Ev.). — Experimental studies in Ecology. I, The magnesium tolerance of Daphnidae and his ecological significance. *Intern. Rev.*, Bd. 28, 1933.
- ISSAKOWITSCH (A.). — Geschlechtsbestimmende Ursachen bei den Daphniden. *Arch. mikr. Anat.*, LXIX, 1907.
- ISSAKOWITSCH (A.). — Es besteht eine zyklische Fortpflanzung bei den Cladoceren, aber nicht im Sinne Weissmanns. *Biol. Centrbl.*, XXVIII, 1908, pp. 51-61.
- JIROVEC (O.). — Ueber eine Bakterien-infektion der *Daphnia longispina*. *Arch. f. Protistenkunde*, Bd. 77, 1932, p. 175.
- JUDAY (Ch.). — Limnological methods. *Arch. f. H.*, Bd. XX, 1929, pp. 517-523.
- JUDAY (C.), BIRGE (E. A.), KEMMERER (G. I.) and ROBINSON (R. J.). — Phosphorus content of lake waters of Northeastern Wisconsin. *Trans. Wiscon. Acad. Sc. Ar. Let.*, vol. 23, 1928, pp. 233-248.
- JUDAY (C.), BIRGE (E. A.) and MELOCHE (V. W.). — The carbon dioxide and hydrogen ion content of the lake waters of Northeastern Wisconsin. *Trans. Wisconsin Acad. Sc. Ar. Let.*, vol. 29, 1935, pp. 1-82.
- JUDAY (C.) and BIRGE (E. A.). — A second report on the Phosphorus content of Wisconsin lake waters. *Trans. Wisconsin Ac. Sc. Ar. Let.*, vol. XXVI, 1931, pp. 353-382.
- KEILHACK (L.). — Zur Biologie des *Polyphemus pediculus*. *Zool. Anz.*, XXX, 1906, pp. 911-912.
- KEILHACK (L.). — Zur Bedeutung der Generationszyklen bei den Cladoceren. *Intern. Rev.*, Bd. 2, 1909 a.
- KEILHACK (L.). — Phyllopoda. Die Süßwasserfauna Deutschlands, herausgeg. v. A. Brauer, H. 10, 1909 b.

- KERHERVÉ (L. B. de). — Sur la présence des genres *Leptodora* et *Polyphemus* dans les environs de Paris. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, t. XIV, 1889, pp. 370-372.
- KERHERVÉ (L. B. de). — Généralités et remarques sur les *Moina*. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, t. XV, 1890, pp. 183-189.
- KERHERVÉ (L. B. de). — De l'apparition provoquée des éphippies chez les Daphnies (*Daphnia magna*). *Mem. Soc. Zool. Fr.*, t. V, 1892, pp. 227-236.
- KERHERVÉ (DE). — De l'apparition provoquée des mâles chez les Daphnies. *Mém. Soc. Zool. France*, VIII, 1895, p. 200.
- KLAUSENER (C.). — Die Blutseen der Hochalpen. *Intern. Rev.*, Bd. 1, 1908.
- KNAUTH (K.). — Der Kreislauf der Gase in unseren Gewässern. *Biol. Centrbl.*, 1898, t. 18, p. 785.
- KNAUTH (K.). — Beobachtungen über den Gasgehalt der Gewässer im Winter. *Biol. Centrbl.*, t. 19, 1899, p. 783.
- KOLKWITZ (R.) u. MARSSON (M.). — Oekologie der pflanzlichen Saprobien. *Berichte d. Deutsch. Bot. Ges.*, Bd. 26 a, 1908.
- KOLKWITZ (R.) und MARSSON (M.). — Oekologie der tierischen Saprobien. *Intern. Rev.*, 1909, 2, pp. 126-152.
- KOLKWITZ (R.). — Plankton und Seston. I. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.*, 1912.
- KOLKWITZ (R.). — Plankton und Seston. II. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.*, 1918.
- KRASNODEBSKI (F.). — Wioslarki (Cladocera) Zahorynia (Polesie). *Arch. d'Hydrobiol. et d'Ichtyol.*, t. X, n° 4, 1937, pp. 344-412. Suwalki.
- KRASNODEBSKI (F.). — *Camptocercus Fennicus* Stenroos, eine für Polen neue Cladoceren-Art. *Arch. d'Hydrobiol. et d'Ichtyol.*, t. X, n° 4, 1937, pp. 426-430. Suwalki.
- KREITMANN (L.). — Étude hydrobiologique et aménagement piscicole de trois Lacs du Jura utilisés industriellement, Grenoble, 1937.
- KROGH (A.). — Dissolved substances as food of aquatic organisms. *Rapports et procès-verbaux des réunions du Conseil permanent intern. pour l'exploration de la mer*, vol. LXXV, 1931 a.
- KROGH (A.). — Dissolved substances as food of aquatic organisms. *Biol. Rev. Cambridge philos. Soc.*, t. 6, 1931 b.
- KUNSEL (H. F.). — Méthodes nouvelles pour l'analyse des eaux (eaux du lac de Zurich). *Helv. Chim. Acta*, 1935, t. 18, p. 178.
- LAMPERT (K.). — Das Leben der Binnengewässer. Dritte Aufl., her. v. Tauchnitz, Leipzig, 1935.
- LANGERON (M.). — Précis de microscopie. Masson et C^{ie}, édit. Paris, 1934 (5^e éd.).
- LANGHANS (V.). — Ueber experimentelle Untersuchungen zu Fragen der Fortpflanzung, Variation und Vererbung bei Daphniden. *Verh. deutsch. Zool. Ges.*, 1909, t. 19, pp. 281-291.
- LARGAIOLLI (V.). — *Diaphanosoma brachyurum* Liev. var. *tridentinum* mihi. *Arch. f. H.*, Bd. I, 1906.
- LA VAULX (R. DE). — Sur un nouveau procédé de coloration de la chitine. *Bull. Soc. Zool. France*, XLV, 1920, p. 214.
- LA VAULX (R. DE). — L'intersexualité chez un Crustacé Cladocère : *Daphnia atkinsoni*. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, t. 55, 1921.
- LEGENDRE (R.). — Concentration en ions hydrogène de l'eau de mer. Paris, 1925.
- LEGENDRE (R.). — Précipitation des argiles. *Notice sur les Titres et Travaux scientifiques*, 2^e partie. Masson et C^{ie} édit. Paris, 1931, pp. 77-78.
- LEGENDRE (R.). — Les prises d'eau de mer et les dosages chimiques à bord. *An. Inst. Oceanogr. Nouv. Sér.*, t. XVI, 1936-1937, pp. 337-355.

- LÉVY (R.). — Sensibilité aux actions chimiques du cœur de la Daphnie préparée battant en milieu artificiel. *C. R. Soc. Biol.*, t. 97, 1927, p. 1602.
- LÉVY (R.). — Mode de préparation de la Daphnie permettant de faire battre le cœur en milieu artificiel. *C. R. Soc. Biol.*, t. 97, 1927, p. 1600.
- LEYDIG (Fr.). — Naturgeschichte der Daphniden. Tübingen, 1860.
- LILLJEBORG (W.). — Cladocera Sueciae. *Nova Acta Regiae societatis scientiarum upsaliensis*, ser. 3, vol. 19. Upsala, 1900.
- LITYNSKI (A.). — Revision der Cladocerenfauna der Tatra-seen. I. Teil. Daphnidae. *Bull. de l'Acad. d. Sc. de Cracovie, série B*, juillet 1913.
- LITYNSKI (A.). — Ueber den Bau der Extremitäten bei den Cladoceren und deren Bedeutung für das System. *Bull. de l'Acad. d. Sc. de Cracovie*, février 1916, p. 3-30.
- LITYNSKI (A.). — Litauische Cladoceren. *Bull. de l'Ac. des Sc. de Cracovie, série B* (séance du 15 novembre 1915), 1916.
- LITYNSKI (A.). — Jeziora tatrzańskie i zamieszkujaca je fauna wioślarek. *Sprawozd. Kom. Fyzjogr. Akad. Um. w Krakowie*, t. XI, 1917.
- LITYNSKI (A.). — Próba klasyfikacji biologicznej jezior Suwalszczyzny na zasadzie składu zooplanktonu. *Sprawozdanie Stacji Hydrobiol. na Wigrach.*, t. I, 1925.
- LOHMANN (H.). — Die Probleme der modernen Planktonforschung. *Verh. d. deutsch. zool. Ges.*, 1912.
- LÖNNERBLAD (G.) und NAUMANN (E.). — Ueber das Verteilungsbild von *Daphnia magna* in durch organische Abfallstoffe verunreinigtem Wasser. *Kunigl. Fysiogr. Sällsk i Lund Föhr.*, 1934, 4, XV.
- LWOFF (A.). — Recherches biochimiques sur la nutrition des Protozoaires. Paris, 1932.
- LWOFF (A.). — L'oxytrophie et les organismes oxytrophes. *C. R. Soc. Biol.*, CXIX, 1935, p. 87.
- LWOFF (A.). — La nutrition azotée et carbonée de *Polytomella agilis* (Polyblépharidée incolore). *C. R. Soc. Biol.*, CXIX, 1935, p. 974.
- LWOFF (A.) et DUSI (H.). — La nutrition azotée et carbonée de *Chlorogonium euchlorum* à l'obscurité; l'acide acétique envisagé comme produit de l'assimilation chlorophyllienne. *C. R. Soc. Biol.*, CXIX, 1935, p. 1260.
- LWOFF (A.) et DUSI (H.). — La nutrition de l'Euglénien *Astasia Chattoni*. *C. R. Acad. Sc.*, CCH, 1936, p. 248.
- LWOFF (A.) et LEDERER (E.). — Remarques sur l'« extrait de terre » envisagé comme facteur de croissance pour les Flagellés. *C. R. Soc. Biol.*, CXIX, 1935, p. 971.
- LWOFF (A.) et PROVASOLI (L.). — La nutrition de *Polytoma caudatum* var. *astigmata* (Chlamydomonadine incolore), et la synthèse par les leucophytes. *C. R. Soc. Biol.*, CXIX, 1935, p. 90.
- MATHIAS (P.). — Sur le développement de l'œuf des Crustacés Phyllopoques. *Bull. Soc. Zool. France*, t. LIV, n° 4, 1929.
- MAUCHA (R.). — Upon the influence of temperature and intensity of light on the photosynthetic production of Nannoplankton. *Verh. d. Inter. Ver. f. theor. u. ang. Limnol.*, 1924, pp. 381-401.
- MAUCHA (R.). — Zur Theorie des Assimilations- und Dissimilationsvorganges des Phytonannoplanktons. *Intern. Rev.*, Bd. 17, 1927.
- MAUCHA (R.). — Hydrochemische Methoden in der Limnologie. Stuttgart, 1932 (*Die Binnengewässer*, Bd. XII).
- MAUCHA (R.). — Vorrichtung zur Schätzung des pH Wertes und zugleich des O₂ Gehaltes im Wasser für Praktiker besonders Teichwirte. *Vehr. d. Int. Ver. f. theor. u. ang. Limnol.*, Bd. VII, 1935.

- MAUCHA (R.). — Ueber die Sauerstoffschichtung der Seen. *Arch. f. H.*, 1936, t. 29, pp. 695-707.
- MAUCHA (R.). — Sauerstoffschichtung und Seetypenlehre. *Verh. d. Int. Ver. f. theor. u. ang. Limnol.*, Bd. V, pp. 75-102.
- MELOCHE (V. W.) and SETTERQUIST (T.). — The Determination of Calcium in lake water and lake water residues. *Transact. of the Wisconsin Acad. of Sc. Ar. Let.*, vol. 28, 1933, pp. 291-296.
- MESNIL (F.) et MARCHOUX (E.). — Sur un sporozoaire nouveau. *C. R. Ac. Sc. Paris*, CXXV, 1897.
- MEISSNER (W.). — Beitr. zur Kenntnis der Entomostrakenfauna des Wolgaflusses. *Jahrb. d. biol. Wolga-Station*. Lief. I, Bd. L, 1934.
- MINDER (L.). — Ueber biogene Entkalkung im Zurichsee. *Verhandl. d. Internat. Vereinig. f. Limnologie*. Stuttgart, 1923.
- MINDER (L.). — Die Sauerstoffverhältnisse des Zürichsseen im Wandel der letzten Jahrzehnte. *Viertelj. d. Naturf. Ges. in Zürich.*, Bd. LXXIX, 1934, pp. 40-62.
- MINDER (L.). — Untersuchungen am Bielersee. *Viertelj. d. Naturf. Ges. Zürich.*, Bd. LXXXI, 1936, pp. 108-167.
- MONARD (A.). — Note sur *Peracantha truncata* Baird. *Feuille des Naturalistes*, n° 1, 1924, p. 16.
- MORTIMER-CLIFFORD (M.). — Ueber den Generationswechsel der Cladoceren. *Naturwiss.*, 1935, pp. 476-480.
- MÜLLER (O. F.). — Entomostraca seu Insecta testacea, 1785.
- MÜLLER (O. F.). — Entomostraca u. Insecta testacea. Frankfurt, 1792.
- MÜLLER (P. E.). — Efterskrift til Danmarks Cladocera. *Schiödt Nat. Tidskr.*, III, vol. 5, 1868, pp. 355-356.
- NAUMANN (E.). — Eine einfache Methode zum Studium des Nannoplanktonlebens des Süßwassers. *Naturwiss., Wochenschr.*, 31, 1916.
- NAUMANN (E.). — Beiträge zur Kenntnis des Teichnannoplanktons I. II. III. *Biol. Centralbl.*, 1914, 1917, 1919.
- NAUMANN (E.). — Ueber die natürliche Nahrung des limnischen Zooplanktons. *Lunds Univ. Årsskr.*, N. F. Avd. 2, 14, n° 31, 1917-1918.
- NAUMANN (E.). — Spezielle Untersuchungen über die Ernährungsbiologie des tierischen Limnoplanktons. I (Cladoceren). *Lunds Universitets Årsskrift*. N. F. Avd. II, Bd. 17, 1921 a.
- NAUMANN (E.). — Einige Grundlinien der regionalen Limnologie. *Lunds Universitets Årsskrift*. N. F. II, 17, 1921 b.
- NAUMANN (E.). — Untersuchungen über das Verteilungsproblem des limnischen Biosestons. *K. Vet. Akad. Handlingar*, Bd. 61, 1921 c.
- NAUMANN (E.). — Einige Gesichtspunkte betreffs der Fettproduktion des Süßwasserszooplanktons. *Arch. f. H.*, Bd. XIII, 1922.
- NAUMANN (E.). — Spezielle Untersuchungen über die Ernährungsbiologie des tierischen Limnoplanktons. *Lunds Universitets Årsskrift*. N. F. Avd II, 19, 1923.
- NAUMANN (E.). — Untersuchungen über einige gallertführende Tiere des Limnoplanktons (*Conochilus, Holopedium*). *Ark. f. Zool.*, Bd. 16, 1924 a.
- NAUMANN (E.). — Notizen zur Ernährungsbiologie der limnischen Fauna. *Ark. f. Zool.*, Bd. 16, 1924 b.
- NAUMANN (E.). — Untersuchungen über das Verteilungsproblem des limnischen Biosestons. *Ark. f. Zool.*, t. 16, 1924 c.
- NAUMANN (E.). — Ueber einige neue Begriffe der Sestonkunde. *Lunds Univ. Årsskrift*, Avd. II, N. F. 20, 1924 d.

- NAUMANN (E.). — Die Zucht von *Daphnia Magna*. *Handb. d. biol. Arbeitsmeth.*, her. v. E. Abderhalden, 1925.
- NAUMANN (E.). — Die Zucht der Cladoceren des Seenplanktons. *Handbuch d. biol. Arbeitsmeth.*, her. v. E. Abderhalden, *Süßwasserbiol.*, Bd. IX, Teil. 2/2, 1929 a, p. 1435.
- NAUMANN (E.). — Die Zucht einiger Cladoceren des Litorals. *Handb. d. biol. Arbeitsmeth.*, her. v. E. Abderhalden, *Süßwasserbiol.*, Bd. IX, Teil. 2/2, 1929 b, p. 1443.
- NAUMANN (E.). — Grundlinien der experimentellen Planktonforschung. Stuttgart, 1929 c. *Die Binnengewässer*, VI.
- NAUMANN (E.). — Grundzüge der regionalen Limnologie. *Die Binnengewässer*, Bd. XI. Stuttgart, 1932.
- NAUMANN (E.). — Die Anwendung der D. M.-Probe für Luftanalysen. *Kungl. Fysiogr. Sällsk. Lund Föhr.*, Bd. 3, 1933.
- NAUMANN (E.). — Die D. M.-Probe zur Prüfung von Materialien für Wasserbauten. *Kungl. Fysiogr. Sällsk. Lund Föhr.*, Bd. 3, 1933.
- NAUMANN (E.). — *Daphnia magna* Straus als Versuchstier. Mit einigen Bemerkungen über *Cyprinotus incongruens* Rauch. *Kungl. Fysiogr. Sällsk. Lund Föhr.*, Bd. 3, 1933.
- NAUMANN (E.). — Ueber die Beeinflussung von Orientierung, Bewegung und Verteilung von *Daphnia magna* durch freie CO². *Kungl. Fysiogr. Sällsk. Lund Föhr.*, Bd. 4, 1934 a.
- NAUMANN (E.). — Ueber die Anwendung der *Daphnia magna* Straus als Versuchstier zur experimentellen Klarlegung der Lebensverhältnisse im Wasser. *Inter. Rev.*, t. 31, 1934 b, p. 421.
- NAUMANN (E.). — *Daphnia magna* och kloakvatten. *Ny Svensk Fiskeritidskrift*. Göteborg, 1934 c.
- NICLOUX (M.). — Dosage de l'oxygène dissous dans les eaux. *Bull. Soc. Chim. Biol.*, t. XII, n° 10, décembre 1930.
- NORDQVIST (H.). — Studien über das Teichzooplankton. *Lunds Universitets Årsskrift*. N. F. Avd. 2, Bd. 17, 1921.
- OBRESHKOVE (V.) and BANTA (A. M.). — A study of the rate of oxygen consumption in different Cladocera clones derived originally from a single mother. *Physiol. Zool.*, III, 1, 1930.
- OBRESHKOVE (V.). — Oxygen consumption in the developmental stages of a Cladoceran. *Physiol. Zool.*, III, 2, 1930, pp. 271-282.
- OCIOSZYNSKA-BANKIEROWA (J.). — Ueber den Bau der Endkrallen bei der Cladoceren-Gattung *Daphnia* und die damit in Verbindung stehenden systematischen Probleme. *Ann. Mus. Zool. Polonici*, vol. 9, 1933.
- OCIOSZYNSKA-BANKIEROWA (J.). — Zur Morphologie, Systematik und geogr. Verbr. der Cladoceren-Gattung *Scapholeberis* Schoedler. *Ann. Mus. Zool. Polonici*, vol. 10, n° 16, 1934.
- PACAUD (A.). — Essai d'élevage de Cladocères en milieu synthétique. *C. R. Ac. Sc. Paris*, t. 196, 1933 a, pp. 1050-1052.
- PACAUD (A.). — Action de la lécithine et du chlorure de magnésium sur la vie et la reproduction des Cladocères. *C. R. Ac. Sc. Paris*, t. 197, 1933 b, pp. 194-196.
- PACAUD (A.). — Répartition de deux Cladocères communs et teneur des eaux en matières organiques dissoutes. *Bull. Soc. Zool. France*, t. LVIII, 1933 c, p. 319.
- PACAUD (A.). — Matières organiques dissoutes et répartition de *Moina brachiata* (Jurine). *C. R. Soc. Biol.*, 1934, t. CXV, p. 1164.

- PACAUD (A.). — Influence de la température sur la répartition de quelques Cladocères. *Bull. Soc. Zool. France*, 1934, t. LIX, p. 187.
- PACAUD (A.). — Sur l'une des conditions de répartition d'un Cladocère commun. *C. R. Soc. Biogéogr.*, n° 98, 1935 a, pp. 9-11.
- PACAUD (A.). — Contribution à l'étude de la répartition des Cladocères dans la région de Neouvielle (Hautes-Pyrénées). *Bull. Soc. Zool. France*, t. LX, 1935 b, p. 153.
- PACAUD (A.). — Sur le peuplement en Cladocères de quelques stations à la limite de la Brenne et du Boischaut. *C. R. Soc. Biogéogr.*, n° 101, 1935 c, pp. 34-36.
- PACAUD (A.). — Nouvelles observations sur la biologie de *Daphnia pulex* (de Geer). *Bull. Soc. Zool. France*, t. LXI, 1936, p. 117.
- PACAUD (A.). — Composition chimique du milieu et remarques sur certains types de stations à Cladocères. *C. R. Soc. Biogéogr.*, 1936, n° 108, pp. 26-29.
- PAPANICOLAU (G.). — Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse der Daphniden. *Biol. Centrbl.*, XXX, 1910 et XXXI, 1911.
- PAPANICOLAU (G.). — Ueber die Bedingungen der sexuellen Differenzierung bei Daphniden. *Biol. Centrbl.*, XXXVI, 1916.
- PARENZAN (P.). — Cladocera. Sistematica e corologia dei Cladoceri limnicoli italiani (*Stazione zoologica di Napoli*), Roma, 1932.
- PARIS (P.). — Note sur quelques Entomostracés récoltés dans le département de la Côte-d'Or. *Bull. Soc. Zool. France*, t. XLI, 1916, pp. 112-117.
- PARIS (P.). — Notes sur quelques espèces de la faune du département de la Côte-d'Or. *Bull. Soc. Zool. France*, t. XLIII, 1918, pp. 181-187.
- PARIS (P.). — Notes sur les Cladocères et les Ostracodes du département de la Côte-d'Or. *Bull. Soc. Zool. France*, t. LXIV, 1919, pp. 251-266.
- PARIS (P.). — Crustacés de la Saône moyenne. *Bull. Scient. Bourgogne*, I, 1931.
- PASQUINI (P.). — Le variazioni del Plancton e la circolazione della vita nei maceri del Bolognese. *Boll. Istituto di Zoologia della Università di Roma*, vol. I, fasc. II, 1923.
- PASSOWICZ (K.). — Studien über das Verhalten des Wasserflohes *Daphnia pulex* (de Geer) in Zuchtlösungen von verschiedenen Wasserstoffionenkonzentrationen. *Bull. de l'Acad. Polon. d. Sc. et d. Let.*, II, avril 1935, pp. 59-86.
- PASSOWICZ (K.). — Versuchskulturen von Süßwasserpolyphen *Pelmatohydra Oligactis* Pall in synthetischer Zuchtlösung. *Arch. d'Hydrobiol. et d'Ichtyol.* Suwalki, t. X, 1936, pp. 244-251.
- PASSOWICZ (K.). — Beitrag zur Kenntnis der Oekologie des Wasserflohes *Daphnia pulex* (de Geer). *Arch. d'Hydrobiol. et d'Ichtyol.* Suwalki, t. XI, 1938 a, pp. 71-82.
- PELOSSE (J.). — Contribution à la connaissance de la faune d'eau douce des Alpes de Savoie : Cladocères et Copépodes de la région de Peisey (Tarentaise). *Bull. Soc. Zool. France*, t. L, 1925, pp. 223-272.
- PELOSSE (J.). — Contribution à la connaissance de la faune d'eau douce des Alpes de Savoie : Cladocères et Copépodes de la haute vallée de l'Isère (Tarentaise). *Bull. Soc. Zool. France*, t. LI, 1926, p. 356.
- PELOSSE (J.). — Contribution à la connaissance de la faune d'eau douce des Alpes de Savoie. Cladocères et Copépodes des régions N. et O. du Massif de la Vanoise (Tarentaise). *Bull. Soc. Zool. France*, t. LII, n° 3, 1927, pp. 153-162.
- PELOSSE (J.). — Considérations sur la faune des Cladocères et des Copépodes du lac d'Issarlès (Ardèche). *Bull. Soc. Zool. France*, t. LII, n° 4, 1927, p. 287.

- PELOSSE (J.). — Contribution à la connaissance de la faune d'eau douce des Alpes de Savoie. Copépodes et Cladocères de la haute vallée de l'Arc (Maurienne). *Bull. Soc. Zool. France*, t. LIII, n° 5, 1928, p. 341.
- PELOSSE (J.). — Contribution à la connaissance de la faune d'eau douce des Alpes de Savoie. Cladocères et Copépodes de la région située entre les massifs de Polset-Péclet et du Grand Arc (Tarentaise et Maurienne). *Bull. Soc. Zool. France*, t. LIV, 1930.
- PELOSSE (J.). — Étude sur la faune des Cladocères et des Copépodes de la région moyenne des Alpes françaises, Lyon, 1934.
- PÉREZ (Ch.). — Sur un organisme nouveau parasite des embryons de Daphnies. *C. R. Soc. Biol.*, t. 55, 1903.
- PESTA (O.). — Kleingewässerstudien in den Ostalpen. *Arch. f. H.*, t. 29, 1936, pp. 296-345.
- PERRIER (R.). — La faune de la France en tableaux synoptiques illustrés, Paris, 1929.
- PRENANT (M.). — Géographie des animaux, Paris, 1933.
- PÜTTER (A.). — Die Ernährung der Wassertiere und der Stoffhaushalt der Gewässer, Iéna, 1909.
- PÜTTER (A.). — Die natürliche Nahrung der Kleinkrebse. *Die Naturwiss.*, 1919.
- PÜTTER (A.). — Die Frage der parentalen Ernährung der Wassertiere. *Biol. Centrbl.*, Bd. 42, 1922.
- RABAUD (El.). — L'instinct de l'isolement chez les Insectes. *An. Psychol.*, 1913.
- RALLET (L.). — Étude phytogéographique de la Brenne. *Bull. Soc. Sc. Nat. de l'Ouest*, 5^e série, t. V, 1935.
- RAMMNER (W.). — Formanalytische Untersuchungen an Bosminen. *Intern. Rev.*, Bd. XV, H. 1-2, u. 3-4, 1926.
- RAMMNER (W.). — Zur Lokalvariation von *Scapholeberis mucronata* und deren Abhängigkeit von der Gewässergrösse, *Zool. Anz.*, Bd. 72, 1927.
- RAMMNER (W.). — Ueber die postembryonale Entwicklung der Cladocere *Scapholeberis mucronata* O. F. Müll. *Arch. f. Entwicklungsmech. der Organismen*, Bd. 113, 1928, pp. 287-321.
- RAMMNER (W.). — Zur Morphogenese und Biologie von *Chydorus sphaericus* und *Pleuroxus trigonellus*. *Zeitschr. f. Morph. u. Oekol. d. Tiere*, Bd. 12, H. 1-2, 1928.
- RAMMNER (W.). — Zur Systematik der Cladoceren-gattung *Scapholeberis* Schöedler. *Zool. Anz.*, 80, 1929.
- RAMMNER (W.). — Ueber milieubedingte Missbildungen bei *Daphnia pulex* und *Daphnia magna*. *Intern. Rev.*, Bd. 24, 1930.
- RAMMNER (W.). — Zur Unterscheidung von *Daphnia pulex* und *Daphnia longispina*. *Zool. Anz.*, Bd. 103, H. 7-8, 1933.
- RAMMNER (W.). — Zur Variabilität von *Daphnia pulex*. *Intern. Rev.*, Bd. 29, II. 1-2, 1933.
- RAMULT (M.). — Development and resisting power of Cladocera embryos in the solutions of certain inorganic salts. *Bull. de l'Acad. d. Sc. de Cracovie*, 1925.
- REY (P.). — Sur le développement en milieu artificiel des œufs parthénogénétiques de Cladocères. *Bull. Soc. Zool. France*, t. LX, 1935, pp. 239-241.
- RICHARD (J.). — Sur la faune pélagique de quelques lacs d'Auvergne. *C. R. Ac. d. Sc.*, séances du 14 novembre et du 12 décembre 1887.
- RICHARD (J.). — Cladocères et Copépodes d'eau douce observés en France. *Bull. Soc. Zool. France*, t. XII, 1887, p. 156.
- RICHARD (J.). — Recherches sur la faune des eaux du Plateau Central. *Rev. d'Auvergne*, t. I, 1887-1888.

- RICHARD (J.). — Entomostracés nouveaux ou peu connus. *Bull. Soc. Zool. France*, t. 13, 1888, p. 45.
- RICHARD (J.). — Cladocères et Copépodes non marins de la faune française. *Rev. sc. du Bourbonnais*, mars-avril 1888.
- RICHARD (J.). — Sur les Entomostracés et quelques autres animaux inférieurs des lacs d'Auvergne. *Rev. Sc. Nat. Appl.*, t. 10, 1889.
- RICHARD (J.). — Revision des Cladocères. *Ann. Sc. Nat. Zoologie*, 7^e série, t. XVIII, 1894, p. 279 ; 8^e série, t. II, p. 187, 1896.
- RICHARD (J.). — Contribution à la faune des Entomostracés de la France. *Feuille des Jeunes Naturalistes*, XXV, 1895, pp. 81-84 et pp. 103-108.
- RICHARD (J.). — Sur un Oligochète et quelques Entomostracés rares des environs de Paris. *Bull. Soc. Zool. France*, t. XXII, 1897, p. 224.
- ROSE (M.). — Contribution à l'étude de la Biologie du Plankton ; le problème des migrations verticales journalières. Thèse, Paris, 1925.
- ROSE (M.). — La question des Tropismes. Les Presses Universitaires, Paris, 1929.
- ROY (J.). — Copépodes et Cladocères de la région pyrénéenne. *Bull. Soc. Zool. France*, LVI, 1931, pp. 542-546.
- ROY (J.). — Sur les Copépodes de la Côte-d'Or. *Bull. Scient. de Bourgogne*, t. I, 1931, pp. 32-35.
- ROY (J.). — Copépodes et Cladocères de l'Ouest de la France. Thèse, Paris, 1932.
- ROY (J.). — Notes faunistiques : Copépodes de la faune française (Côte-d'Or, Loiret, Seine). *Bull. Soc. Zool. France*, t. LVII, 1933, pp. 543-546.
- ROY (J.). — Cladocères et Copépodes de l'Ouest de la France : régions du Loir et de la Sarthe. *C. R. Soc. Biogéogr.*, n° 80, 1933, pp. 17-20.
- RUBINSTEIN (D. L.). — Ueber den Einfluss der Reaktion auf die Giftigkeit und die antagonistischen Wirkungen der Salze. *Pflügers Archiv.*, Bd. 216, 1927.
- RÜHE (F.). — Monographie des Genus *Bosmina coregoni* im baltischen Seengebiet. *Zoologica*, H. 63, 1912.
- RÜHE (F.). — Die Bosminenfauna zusammenhängender Seengebiete. *Arch. f. H.*, 1912.
- RYLOV (W. M.). — Das Zooplankton der Binnengewässer. *Die Binnengewässer*, Bd. XV, 1935.
- SARS (G. O.). — Oversigt af Norges Crustaceer med forelob. Bemærkninger over nye eller mindre bekjendte arter. II Branchiopoda. *Forhandl. Vidensk. Selsk. Christiania*, n° 1, 1891.
- SCHARFENBERG (U.). — Studien und Experimente über die Eibildung und den Generationszyklus von *Daphnia magna*. *Intern. Rev. Biol.*, suppl. III, 1910.
- SCHARFENBERG (U.). — Weitere Untersuchungen an Cladoceren über die experimentelle Beeinflussung des Geschlechts und der Dauereibildung. *Intern. Rev. Biol.*, suppl. VI, 1914.
- SCOURFIELD (D. J.). — Note on *Scapholeberis mucronata* and the surface-film of water. *Journ. Queck. Micr. Club.*, 1900.
- SIEDENTOP (W.). — Ueber die Darmatmung von *Leptodora Kindtii*. *Arb. ungar. biol. Forsch.*, Bd. 3, 1930, pp. 82-87.
- SKADOWSKY (S. N.). — Hydrophysiologische und hydrobiologische Beobachtungen über die Bedeutung der Reaktion des Mediums für die Süßwasserorganismen. *Verh. Inter. Ver. f. theor. u. ang. Limnol.*, Bd. 2, 1924.
- SKADOWSKY (S. N.). — Ueber die aktuelle Reaktion der Süßwasserbecken und ihre biol. Bedeutung. *Verh. Int. Ver. f. theor. u. ang. Limnol.*, Bd. III, 1926.
- SMITH (G.). — The life cycle of *Moina rectirostris*. *Q. J. Micr. Sc.*, vol. 58, 1913.

- SMITH (G.). — The life cycle of Cladocera with remarks on the physiology of growth. *Proc. Royal Soc. of London*, 1915.
- SPANDL (H.). — Zur Kenntnis der Süßwasser-Mikrofauna Vorderasiens. *Ann. Natur-hist. Mus. Wien.*, 1923.
- SPANDL (H.). — Die Tierwelt vorübergehender Gewässer Mitteleuropas. *Arch. f. H.*, t. 16, 1925.
- STEUR (A.). — Planktonkunde. Verl. Teubner. Berlin, 1910.
- STINGELIN (Th.). — Die Familie der Holopedidae. *Rev. Suisse. Zool.*, XII, 1904.
- STINGELIN (Th.). — Phyllopodes. *Catalogues des Invertébrés de la Suisse*, fasc. 2, Genève, 1908.
- STORCH (O.). — Der Fangapparat der Daphnien für Nannoplankton. *Verh. d. Deutsch. Zool. Ges.*, Bd. 27, 1922.
- STORCH (O.). — Morphologie u. Physiologie des Fangapparates der Daphniden. *Ergebn. u. Fortsch. d. Zool.*, Bd. 6, 1924.
- STORCH (O.). — Der Phyllopoden-Fangapparat. *Intern. Rev.*, Bd. 12, u. 13, 1925 a.
- STORCH (O.). — Cladocera. *Biologie der Tiere Deutschlands. Lief. 15*, 1925 b.
- STORCH (O.). — Analyse der Fangapparate niederer Krebse auf Grund von Mikro-Zeitlupenaufnahmen. *Biol. Generalis*, Bd. V, 1929, pp. 1-62.
- STROHL (J.). — Zur Biologie des *Polyphemus pediculus* und die Generationszyklen der Cladoceren. *Zool. Anz.*, Bd. 32, 1907.
- STROHL (J.). — *Polyphemus*-Biologie, Cladoceren- und kernplasmarelation. *Intern. Rev.*, Bd. 1, 1908.
- STRÖM (K. M.). — The influence of altered H-ion concentration on *Stentor*, *Diaptomus* and *Daphnia*. *Nyt. Mag. f. Naturv.*, Bd. 64, 1926.
- STUART (C. A.) and BANTA (A. M.). — Available Bacteria and the sex ratio in *Moina*. *Physiol. Zoöl.*, n° 4, 1931, pp. 72-86.
- STUART (C. A.), PHERSON (M. Mac) and COOPER (H. J.). — Studies on bacteriologically sterile *Moina macrocopa* and their food requirement. *Physiol. Zoöl.*, n° 4, 1931, pp. 87-100.
- STUART (C. A.), COOPER (H. J.) and COADY (H.). — Carbon dioxide tension of the medium and sex ratio in *Moina macrocopa*. *Anat. Rec.*, t. 51, 1931.
- STUART (C. A.), TALLMAN and COOPER (H. J.). — Available Food and Crowding as Factors influencing the sex of *Moina macrocopa*. *Physiol. Zoöl.*, n° 4, 1931, pp. 581-593 et 593-604.
- STUART (C. A.), COOPER (H. J.) and MILLER (R.). — A critical analysis of excretory products as sex controlling agents in Cladocera. *Arch. f. Entw. Mech. d. Org.*, CXXVI, 1932, pp. 325-347.
- STUART (C. A.) and COOPER (H. J.). — Food as a sex determining factor in *Moina macrocopa*. *Physiol. Zoöl.*, n° 5, 1932, pp. 70-91.
- STUART (C. A.), COOPER (H. J.) and COADY (H.). — Carbon dioxide as a sex-determining factor in *Moina macrocopa*. *J. exp. Biol.*, t. 10, 1933, pp. 47-58.
- TAUSON (A.). — Die Wirkung der äusseren Bedingungen auf die Veränderungen des Geschlechts und auf die Entwicklung von *Daphnia pulex* de Geer. *Arch. f. Entw. mech. d. Org. Abt. D*, Bd. 123, H. 1, 1931.
- TAUSON (A.). — Die Abhängigkeit der Verbreitung von *Holopedium gibberum* von einigen Faktoren d. äusseren Mediums. *Arch. f. Entw. mech. d. Org.*, Bd. 125, H. 4, 1932.
- TERAO (A.). — Oxygen consumption in the Daphnid *Simocephalus expinosus*. *Proc. Imp. Acad. Tokio*, t. 7, 1931, pp. 23-25.
- TEISSIER (G.). — Origine et nature du pigment carotinoïde des œufs de *Daphnia pulex* (de Geer). *C. R. Soc. Biol.*, 1932, t. 109, p. 813.

- THIEBAUD (M.). — Contribution à la biologie du Lac de Saint-Blaise. *Ann. biol. lac*, III, 1908.
- THIEBAUD (M.). — Les Entomostracés du canton de Neuchâtel. *Ann. biol. lac*, III, 1908.
- THIEBAUD (M.) et FAVRE (J.). — Contribution à l'étude de la faune des eaux du Jura. *Ann. biol. lac*, t. I, 1906, p. 57.
- THIENEMANN (A.). — Seetypen. *Die Naturwissenschaften*, 1921.
- THIENEMANN (A.). — Die Gewässer Mitteleuropas : eine hydrobiologische Charakteristik ihrer Haupttypen, in : DEMOLL (R.) und MAIER (H. N.), *Handb. der Binnenfischerei Mitteleuropas*, I, Stuttgart, 1924.
- THIENEMANN (A.). — Die Binnengewässer Mitteleuropas. Eine limnologische Einführung. *Die Binnengewässer*, Bd. I, Stuttgart, 1925.
- THIENEMANN (A.). — *Holopedium gibberum* in Holstein. *Zeitschr. f. Morph. u. Oekol. d. Tiere*, Bd. V, 1926.
- THIENEMANN (A.). — Limnologie. *Handwörterbuch der Naturwissenschaften*, 2. Aufl., Bd. 6, 1931.
- TITUS (L.) and MELOCHE (W.). — Note on the determination of total Phosphorus in lake water residues. *Trans. Wisconsin. Acad. Sc. Ar. Let.*, vol. XXVI, 1931, pp. 441-444.
- TREILLARD (M.). — Sur l'élevage en culture pure d'un Crustacé Cladocère (*Daphnia magna*). *C. R. Ac. Sc. Paris*, t. 179, 1924, pp. 1090-1092.
- TREILLARD (M.). — *Daphnia magna* Straus en culture pure; nécessité de facteurs bactériens pour l'apparition de formes sexuées. *C. R. Soc. Biol.*, t. XCIII, 1925 a, p. 1354.
- TREILLARD (M.). — *Daphnia magna* en culture pure; nutrition liquide et figurée; nécessité de facteurs bactériens pour le métabolisme optimum. *C. R. Soc. Biol.*, t. XCIII, 1925 b, p. 1592.
- VANDEL (A.). — Contribution à la connaissance des eaux douces du Jura. *Bull. Soc. Zool. France*, t. XLIV, 1919, p. 80.
- VANDEL (A.). — La parthénogenèse. *Encycl. scient. Paris*, 1931.
- VERRIER (M. L.). — Concentration en oxygène dissous de l'eau de quelques lacs, tourbières et torrents du Plateau Central. *Bull. Mus. Nat. d'Hist. Nat.*, n° 6, 1927.
- VERRIER (M. L.). — Contribution à l'étude des caractères physico-chimiques des lacs et tourbières d'Auvergne. *Bull. Mus. Nat. d'Hist. Nat.*, n° 5, 1928.
- VIAUD (G.). — Sur les mouvements périodiques dans le phototropisme des Daphnies. *C. R. Soc. Biol.*, 1934, t. CXV, n° 8, p. 849 et t. CXVI, p. 775 et p. 778.
- VIRIEUX. — Recherches sur le Plancton des lacs du Jura central. *Ann. biol. lac*, t. VIII, 1916, pp. 1-192.
- VOLTERRA D'ANCONA (L.). — Dafnie pelagiche die due Laghi dell'Italia centrale. *Intern. Rev.*, Bd. XV, 1926.
- VOLTERRA D'ANCONA (L.). — Ulteriori osservazioni sulla *Daphnia cucullata* del Lago di Nemi. *Intern. Rev.*, Bd. XVIII, 1927.
- VOLTERRA D'ANCONA (L.). — Risultati di ricerche sulle Dafnie pelagiche dei Laghi di Albano e di Nemi. *Verhan. Inter. Ver.*, Bd. IV, 1929.
- VOLTERRA D'ANCONA (L.). — Ancora della *Daphnia cucullata* di Frederikborg, amb. nel Lago di Nemi. *Intern. Rev.*, Bd. 25, 1931.
- WAGLER (E.). — Faunistische und biologische Studien an freischwimmenden Cladoceren Sachsen. *Zoologica*, Bd. 67, 1913.
- WAGLER (E.). — Ueber die Systematik, die geographische Verbreitung und die

- Abhängigkeit der *Daphnia cucullata* Sars von physikalischen u. chemischen Einflüssen des Milieus. *Intern. Rev.*, Bd. 11, 1923.
- WAGLER (E.). — Zucht von Krebsen u. Würmern. *Handb. d. biol. Arbeitsmeth. her. v. E. Abderhalden*, 1925.
- WAGLER (E.). — Systematik und Verbreitung des Genus *Daphnia* O. F. Müller mit besonderer Berücksichtigung des südafrikanischen Arten. *Arch. f. H.*, 1936, XXX, pp. 505-556.
- WAGLER (E.). — Crustacea (Krebstiere). *Die Tierwelt Mitteleuropas*, Bd. II, lief. 2 a, 1937.
- WEHRLE (E.). — Studien über Wasserstoffionenkonzentrationsverhältnisse und Besiedlung an Algenstandorten in der Umgebung von Freiburg i. Br. *Zeitschr. f. Bot.*, Bd. 19, 1927.
- WEIGOLD (H.). — Biol. Studien an Lyncodaphnien und Chydoriden. *Inter. Rev. Biol. Suppl.*, Bd. 11, 1910-1911.
- WEISMANN (A.). — Beiträge zur Naturgeschichte der Daphniden. *Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, Bd. 24-33, 1874-1880.
- WELCH (P. S.). — Limnology, New-York, 1935.
- WERESZCAGIN (G.). — K'planktonu oz. Wielikago Nowogorodzkoy gub. *Warszaw. Univ. Izwiestja*, 1912.
- WERNER (F.). — Die Veränderung der Schalenform und der Zellenaufbau bei *Scapholeberis mucronata*. *Intern. Rev.*, Bd. 11, H. 5-6, 1923.
- WESENBERG-LUND (C.). — Grönlands Ferskvandsentomostraca. I. Phyllopoda, Branchiopoda et Cladocera. *Vid. Med. Foren. Kobenhavn (Süßwasserentomostraceen aus Grönland-Dänisch)*, vol. 56, 1894.
- WESENBERG-LUND (C.). — Contribution to the biologie and morphologie of the Genus *Daphnia*. *Mém. Acad. Royal d. Scien. et d. Let. Danemark. Sect. Sc.*, ser. 8, vol. II, n° 2, 1926.
- WILHELMI (J.). — Plankton und Tripton. *Arch. f. H.*, Bd. XI, 1916.
- WINKLER (L. W.) et MAUGH (R.). — Die Bestimmung des Proteidammoniaks in Abwässern. *Arch. f. H.*, 30, 1936, pp. 122-131.
- WINKLER (L. W.). — Die Bestimmung des im Wassergelösten Sauerstoffes. *Berichte der deutsch. chem. Ges.*, 21^e année, 2, 1888, p. 2843.
- WOLSKY (T.). — Materiały do fauny wiślarek (Cladocera) Polesia. *Sprawozd. Stacji Hydrobiol. na Wigrach*, t. II, 1926.
- WOLTERECK (R.). — Plankton und Seenausfluss. *Intern. Rev.*, Bd. 1, 1908 a.
- WOLTERECK (R.). — Ueber natürliche u. künstliche Varietätenbildung bei Daphniden. *Verh. d. Deutsch. Zool. Ges.*, 1908 b.
- WOLTERECK (R.). — Die natürliche Nahrung pelagischer Cladoceren. *Intern. Rev.*, t. I, 1908 c.
- WOLTERECK (R.). — Ueber die Spezifität des Lebensraumes, der Nahrung und der Körperformen bei pelagischen Cladoceren und über ökologische « Gestalt-Systeme ». *Biol. Zentralbl.*, Bd. 48, 1928, pp. 521-551.
- WOLTERECK (R.). — Alte und neue Beobachtungen über die geogr. und die zonare Verteilung der helmlosen und helmtragenden Biotypen von *Daphnia*. *Intern. Rev.*, Bd. 24, 1930, H. 3-4. Nachtrag *ibid.*, Bd. 25, H. 1-2, 1931.
- WOLTERECK (R.). — Races, Associations a. Stratification of pelagic Daphnids in some Lakes of Wisconsin. *Trans. Wiscons. Acad. Sc. Ar. Let.*, vol. 27, 1932.
- WUNSCH (H. H.). — Beiträge zur Biologie von *Gammarus pulex*. *Arch. f. H.*, Bd. XIII, 1922.
- YOSHIMURA (S.). — Seasonal variations in content of nitrogenous compounds and phosphate in the water of Takasuda Pond. *Arch. f. H.*, Bd. 24, 1932, p. 155.

ADDENDUM

- HASLER (A. D.). — The physiology of digestion of plancton Crustacea. I. Some digestive enzymes of *Daphnia*. *Biol. Bull.*, Bd. 68, 1935, p. 207.
- LEGENDRE (R.). — Bibliographie complémentaire sur la concentration en ions hydrogène de l'eau de mer. *Bull. Inst. Océanograph.*, n° 724, 1937.
- MINDER (L.). — Der Zürichsee als Eutrophierungsphänomen. *Geol. der Meere und Binnengewässer*, Bd. 2, Heft 2, 1938, pp. 284-299.
- PACAUD (A.). — Sur quelques stations à Cladocères de la région parisienne. *Bull. Soc. Centr. Aquicult.*, t. 44, 1937, p. 79.
- PACAUD (A.). — Sur l'observation d'une *Daphnia pulex* rappelant la var. *cristata* Ramminner. *Trav. de l'Ass. internat. de Limnol. theor. et appl.*, t. III. Paris, 1937.
- PACAUD (A.). — Nouvelle contribution à l'écologie de deux Entomostracés. *C. R. Soc. Biogéogr.*, t. XV, 1938, pp. 23-26.
- PASSOWICZ (K.). — Studien über die Oekologie des Wasserflohes *Simocephalus serrulatus* Koch. *Arch. d'Hydr. et d'Icht.*, Suwalki, t. XI, 1938 b, pp. 293-363.
- RAMMINNER (W.). — Einwirkungen der Uebervölkerung auf *Daphnia pulex*. *Zool. Anz.*, Bd. 101, 1932, p. 41.
-

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
INTRODUCTION.	I

PREMIÈRE PARTIE

DONNÉES GÉNÉRALES SUR LES RAPPORTS DES ANIMAUX ÉTUDIÉS AVEC LEUR MILIEU

CHAPITRE I. — Le Milieu	7
A. — <i>Généralités</i>	7
I. Caractéristiques des milieux d'eau douce	7
II. Etude de l'influence du milieu en limnologie.	8
B. — <i>Le Domaine exploré</i>	10
I. Choix des types de stations étudiés	10
II. Régions explorées. Situation et caractéristiques des principales stations.	12
CHAPITRE II. — Les animaux étudiés	16
A. — <i>Généralités sur les Cladocères</i>	16
I. Aperçu bibliographique relatif à la Systématique	16
II. Morphologie	18
III. Physiologie.	18
Nutrition	18
Respiration.	22
Reproduction	22
Observations personnelles	26
IV. Comportement	27
V. Dissémination	28
B. — <i>Indications particulières concernant les espèces récoltées</i>	28
Variétés. Races écologiques des principales espèces récoltées.	29
Sididæ	29
Daphnidæ	31
Bosminidæ	39
Chydoridæ	41
Indications bibliographiques spéciales concernant la répartition des Cladocères en France.	43
André Pacaud.	17

	Pages
CHAPITRE III. — Généralités sur les techniques	45
A. — <i>Recherches dans la nature</i>	45
I. Mesures et dosages dans les stations naturelles	45
II. Récolte et transport du matériel	47
Transport du matériel	49
Conservation à l'état frais	49
Observation et fixation du matériel	50
B. — <i>L'élevage des Cladocères</i>	52
Techniques personnelles	59
Récipients d'élevage	59
Préparation des milieux	59
Stérilisation des vases et des milieux	60
Cladocères utilisés. Séparation des souches	60
Nourriture	61
Observations et résultats généraux concernant ces élevages	63

DEUXIÈME PARTIE

ETUDE SPECIALE DE L'INFLUENCE DE QUELQUES FACTEURS DU MILIEU

CHAPITRE I. — Influence du pH	66
I. Technique de mesure	67
II. Interprétation des données recueillies	68
III. Observations personnelles	71
IV. Remarques à propos des techniques expérimentales appliquées à l'étude du rôle du pH	87
V. Conclusions	89
a) Influence des substances humiques	90
b) Teneur du milieu en sels minéraux	91
c) Influence de la richesse de l'eau en particules en suspension	91
d) Influence du gaz carbonique dissous	92
Expériences personnelles	92
CHAPITRE II. — Influence de la teneur des eaux en alcalino-terreux	95
I. Généralités	95
II. La teneur en calcium	96
III. Technique de dosage	97
IV. Observations personnelles	99
1. Influence du magnésium	100
2. Influence du calcium	100
a) Teneurs maxima observées dans les stations de quel- ques espèces	100
b) Teneurs minima observées dans les stations de quel- ques espèces	104

	Pages
V. Elevage de <i>Daphnia pulex</i> en milieu synthétique pauvre en calcium	106
Origine et caractéristiques de la race de <i>Daphnia pulex</i> ayant servi pour ces expériences	107
Technique	107
Premier élevage	108
Deuxième élevage	108
Troisième élevage	109
Discussion des résultats	109
CHAPITRE III. — Influence des matières organiques et des produits de leur décomposition	111
I. Données générales et méthode de travail	111
II. Procédés de dosage. Principe et discussion	114
1. Dosage global des matières organiques	114
2. Dosage des combinaisons organiques du phosphore de l'azote	117
III. Observations personnelles	119
Commentaires sur ces observations	122
IV. Considérations générales à propos des observations	137
1. L'influence du renouvellement de l'eau	137
2. Différents aspects de l'influence des matières organiques	138
3. Influence directe des substances organiques	139
Utilisation des substances dissoutes	139
Utilisation des particules en suspension	141
4. Influence indirecte des matières organiques. Rôle des produits de leur décomposition	141
CHAPITRE IV. — Rapports des Cladocères et de l'ensemble du seston dans les stations de petites dimensions	143
A. — Données générales	143
I. La Notion de seston	143
II. Absorption du seston	145
1. Influence de la composition du seston	145
2. Influence de l'abondance du seston	146
3. Expériences personnelles sur le renouvellement du contenu intestinal	147
Ectoparasites et commensaux externes	149
4. Les différences dans la vitesse de renouvellement du contenu intestinal peuvent-elles expliquer certaines particularités de répartition ?	155
Expériences sur le déterminisme de l'engorgement de l'appareil filtrant	156
III. Utilisation des divers constituants du seston absorbé	159
B. — Observations sur la valeur nutritive des différents constituants du seston dans quelques types de petites mares	161
I. Le Trou aux Loups en Forêt de Rambouillet	163
II. La Mare de l'Eglise à Greffiers	168

	Pages
III. La Mare Ronde à Greffiers	171
IV. La Mare La Cave à Greffiers	175
V. La Mare des Violettes à Neuvy-Saint-Sépulchre	181
VI. La Mare du Domaine de la Gourdonnerie à Neuvy-Saint-Sépulchre	182
VII. La Fosse Augay à Neuvy-Saint-Sépulchre	183
VIII. La Mare des Entes à Neuvy-Saint-Sépulchre	184
IX. Autres stations.	185
C. — Conclusion.	186
CHAPITRE V. — Influence de la teneur du milieu en oxygène dissous	189
A. — <i>Observations dans la nature</i>	<i>190</i>
Principe du dosage.	191
Procédé correctif d'Alsterberg	191
Procédé correctif de Winkler	192
Résultats des dosages et observations dans la nature	193
Stations polluées	193
Stations peu polluées, avec végétation aquatique	200
B. — <i>Etude expérimentale de la résistance à l'asphyxie de différents Cladocères</i>	<i>208</i>
I. Principe des expériences	210
Choix et préparation du matériel	213
Examen des animaux en fin d'expérience	213
II. Exposé des résultats	214
1. Essais préliminaires	214
2. Expériences comportant un dosage d'oxygène	218
Influence de la température	220
Différence de résistance selon les espèces	222
Différence de résistance entre souches d'une même espèce	224
C. — <i>Comparaison des résultats expérimentaux et des observations dans la nature</i>	<i>226</i>
Tourbières	227
Mares stagnantes très polluées et sans végétation supérieure.	228
Stations moins polluées avec abondante végétation aquatique.	228
Stations peu ou pas polluées avec plantes à tiges ou feuilles dressées	229
Mares peu ou pas polluées, à surface envahie par les Lentilles d'eau	230
Ruisselets, fossés à renouvellement intermittent.	231
D. — <i>Considérations générales</i>	<i>232</i>
CONCLUSIONS.	234
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	241

PLANCHE I

PLANCHE I

Mares à Greffiers, près de Rambouillet (Seine-et-Oise).

En haut :

La Mare Ronde. — Abreuvoir de ferme typique. Aucune végétation supérieure : eutrophie-argilotrophie très accentuée (Voir pages 171 et 197).

En bas :

Le Trou aux Loups. — Flaque stagnante en forêt. Assez peu de végétation supérieure : *Potamogeton*. Très faible pollution par les animaux sauvages. Prépondérance des débris ligneux exogènes. Variations très lentes, régulières et de faible amplitude des conditions physico-chimiques (Voir notamment pages 77, 128, 129, 163, 207 et tableau XIV).



A. Pacaud, Phot.

Imp. G. Bouan, Paris.

Mares à Greffiers, près Rambouillet (Seine-et-Oise)

PLANCHE II

PLANCHE II

Etangs à Chaville (Seine-et-Oise).

En haut :

L'Etang des Ecrevisses. — Station bien abritée, en bordure de la forêt. Eau bien renouvelée par des sources. Ceinture étroite de plantes supérieures : *Elodea canadensis*, *Myriophyllum*, *Potamogeton*, *Juncus*, *Equisetum* (Voir pages 14, 75, 128, 133, 136).

En bas :

Petite baie abritée, à l'Etang d'Ursine. — Champ de *Phragmites communis*, plages de *Lemna minor*, débris ligneux exogènes. Faunule de Cladocères littoraux particulièrement variée (Voir notamment pages 14, 134, 135).



A. Pacaud, Phot.

Imp. G. Bouan, Paris.

Etangs à Chaville (Seine-et-Oise)

PLANCHE III

PLANCHE III

Mares à Neuvy-Saint-Sépulchre (Indre).

En haut :

La Fosse de la Scierie. — Petite mare à eau peu polluée, très ombragée par un buisson surplombant. Végétation : touffes de *Nasturtium officinale*, plages de *Lemna minor* (Voir page 203 et tableau XII).

En bas :

La Mare des Violettes. — Petite flaque de prairie polluée de façon intermittente. Abondante végétation aquatique : *Iris pseudacorus*, *Ranunculus aquatilis*, *Juncus effusus*, *Lemna minor*. Station particulièrement intéressante pour l'étude des relations entre les modifications périodiques du peuplement en Cladocères et celles de l'apport organique exogène (Voir page 181).



A. Pacaud, Phot.

Imp. G. Bouan, Paris.

Mares à Neuvy-Saint-Sépulchre (Indre)

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Tropismes et comportement chez les Insectes.

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 4 avril 1938.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,
CH. MAURAIN.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,
G. ROUSSY.

